

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS GEOLÓGICAS
Departamento de Paleontología



TESIS DOCTORAL

**Conodontos del Carbonífero de la Meseta Central y de la
Cuenca de Tindouf (Marruecos)**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR

PRESENTADA POR

Paula Medina Varea

Directores

Graciela Sarmiento Chiesa
Pedro Cózar Maldonado

Madrid, 2018



Departamento de Paleontología
Facultad de Ciencias Geológicas
Universidad Complutense de Madrid
Instituto de Geociencias (CSIC-UCM)



Conodontos del Carbonífero de la Meseta Central y de la Cuenca de Tindouf (Marruecos)

Tesis Doctoral
Paula Medina Varea
Madrid 2017

Cubierta frontal

Fragmento de roca después de su tratamiento químico en el que se observa un elemento P₁ de *Idioproniodus claviger* (ROUNDY, 1926) de 2 mm de longitud y la microfacies que caracteriza la muestra TZ2/4-2 del nivel TZ2/4, sección de Tizra 2, de la Formación Tizra (región de Adarouch, Meseta Central, Marruecos).

Cubierta posterior

Microfacies correspondiente a la imagen de la cubierta frontal.

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS GEOLÓGICAS

Departamento de Paleontología

**INSTITUTO DE GEOCIENCIAS
(CSIC-UCM)**



TESIS DOCTORAL

**Conodontos del Carbonífero de la Meseta Central y de la
Cuenca de Tindouf (Marruecos)**

**MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR
PRESENTADA POR**

Paula Medina Varea

Dirigida por:

Dra. Graciela Sarmiento Chiesa y Dr. Pedro Cózar Maldonado

Madrid, 2017

Esta Tesis Doctoral ha podido realizarse gracias a la beca/contrato FPU-UCM de la Universidad Complutense de Madrid, entre los años 2005-2009. La investigación se ha llevado a cabo gracias al apoyo económico de los proyectos DGICYT (BTE2003-02065) del Ministerio de Ciencia y Tecnología, CGL2006-03085/BTE y CGL2009-10340/BTE del Ministerio de Educación y Ciencia, y CGL2012-30922BTE del Ministerio de Economía, Industria y Competitividad gestionados por el Instituto de Geociencias de Madrid (CSIC-UCM).

La Dra. GRACIELA SARMIENTO CHIESA, Contratada Doctor del Departamento de Paleontología de la Universidad Complutense de Madrid y el Dr. PEDRO CÓZAR MALDONADO, Científico Titular del Instituto de Geociencias de Madrid (CSIC-UCM), CERTIFICAN que han revisado el trabajo “Conodontos del Carbonífero de la Meseta Central y de la Cuenca de Tindouf (Marruecos)”, realizado por Dña. Paula Medina Varea y autorizan su presentación para optar al grado de doctor.

Fdo: Graciela Sarmiento

Fdo: Pedro Cózar Maldonado

Agradecimientos

Después de tantos años, es mucha la gente a la que he de agradecer sus ánimos, apoyo y cariño, por lo que espero no olvidarme de nadie aunque si me dejo a alguien fuera, muchas gracias por haber estado a mi lado.

En primer lugar quiero agradecer a quienes sin su conocimiento y guía, no hubiera podido ni empezar este trabajo mis directores de tesis. El Dr. Pedro Cózar ha conseguido que haya evolucionado como investigadora y como persona. Me ha enseñado a ser crítica con la información, especialmente la mía, y a evaluar un problema desde todas las perspectivas posibles. Ha conseguido que me haya entusiasmado trabajando con foraminíferos y a captar todos los matices posibles de un trabajo. Quiero agradecerle su apoyo constante, por las horas y horas de discusión sobre absolutamente todos los campos de la tesis y por aguantar la cantidad de vueltas que he dado y que ha soportado con estoicismo, hasta conseguir acabar cada capítulo. Si he conseguido mejorar aunque sea un poco como investigadora ha sido gracias a su dedicación y ejemplo. Pero sobre todo, gracias por tu paciencia, por ser quien eres y por estar a mi lado, especialmente en los momentos más complicados. Ha sido un viaje largo pero no he podido tener mejor guía.

La Dra. Graciela Sarmiento despertó mi curiosidad por los conodontos hace mucho tiempo, después de una clase de micropaleontología y consiguió desviarme de mis planes originales de especializarme en otro campo de la paleontología. Desde entonces has sido un apoyo constante, me ha cuidado y dado ánimos en todo momento. Me gustaría agradecerle su tiempo, todas las horas que estuvimos liadas mirando y remirando los ejemplares y discutiendo sobre ellos, y su experiencia, que puso a mi disposición en todo momento. Tus comentarios me han ayudado a mejorar cada día y a obtener mejores resultados. Gracias por tu enorme capacidad de cariño, respeto y cuidado.

A mis dos directores, muchas gracias por vuestra experiencia, dedicación y paciencia, pero especialmente por lo último, que habéis tenido que leer varias veces cada capítulo de esta tesis que además de tener mucho detallito, no es especialmente corta.

Alguien muy especial y que ha tenido una gran participación en ayudarme a sentar las bases de esta tesis es el Dr. Peter von Bitter con el que tuve la suerte de realizar una estancia en el Royal Ontario Museum en Canadá. Fue un verdadero placer poder trabajar a su lado y aprender de su experiencia. Con él aprendí a observar cada ejemplar y a obtener de ellos hasta el último dato posible. Gracias a él pude empezar a construir el capítulo de Sistemática y como resultado el resto de la tesis. Han sido horas de compartir puntos de vista, discusiones y comparaciones evaluando los taxones de las colecciones de ambos que han conformado una experiencia única e irremplazable. No solo es un gran profesor e investigador, sino también una gran persona. Muchas gracias Peter, ha sido un honor.

El Dr. Ian Somerville ha sido un gran apoyo durante los años de la tesis e incluso cuando trabajaba en mi tesina. He podido contar con su amable ayuda en varias ocasiones. Fue mi primer revisor de un artículo y sus aportaciones fueron fundamentales para mejorarlo sustancialmente. Muchas gracias por esas primeras correcciones y muchas gracias todas esas conversaciones en el campo de las que he aprendido mucho.

Agradezco a los miembros del grupo del Carbonífero, Dr. Pedro Cózar, Dr. Sergio Rodríguez, Dr. Ismail Said, Dr. Ian Somerville y Dr. Daniel Vachard, por su ayuda en el campo, en los muestreos y por su disponibilidad a la hora poner en común y evaluar los datos obtenidos del área de estudio.

Quiero agradecer además, al Departamento de Paleontología de la Universidad Complutense de Madrid y al Instituto de Geociencias (CSIC-UCM) por permitirme utilizar sus instalaciones y haberme proporcionado los medios necesarios para poder realizar esta tesis doctoral.

Muchas gracias a los miembros del Departamento de Paleontología y del Instituto de Geociencias por su apoyo y ánimo, y en especial al Dr. Juan Carlos Gutiérrez-Marco, al Dr. Antonio Perejón, a la Dra. Concha Herrero, a la Dra. Soledad Ureta, a la Dra. Marisa Canales, a la Dra. Paloma Sevilla y a la Dra. María José Comas. Quiero agradecer al Dr. Sergio Rodríguez, por darme la oportunidad de realizar mi primer trabajo con conodontos, mi Tesis de Licenciatura. A la Dra. Alejandra García Fank le agradezco su apoyo y las diversas conversaciones sobre aspectos sedimentológicos. Al Dr. Sixto Fernández López quiero agradecerle también su apoyo y sus consejos sobre aspectos tafonómicos. También quiero agradecer a los técnicos y funcionarios del Departamento de Paleontología, Carlos

Alonso, María Andrés, Isabel Díaz Megías, Rocío Rico y Charo Palomo, por su interés y ánimo. Quiero agradecer a Esther Navarro Terrón el gran trabajo hecho en el laboratorio y a Carlos Alonso por su ayuda con la foto de la cubierta.

Durante estos años, en el Departamento de Paleontología han habido muchos compañeros de tesis, cada uno li- diando con la suya, y a los que he de agradecer su apoyo y las diversas charlas que hemos tenido relacionadas con las respectivas tesis que han ayudado a conocer diferentes perspectivas, mejorar la de cada uno y sobrellevarlas en algunos momentos. Muchas gracias a todos y, en especial, a Ismael Coronado y Omid Fesharaki.

Además, quiero agradecer a la Dra. Begoña del Moral su ayuda en mis primeros pasos con los conodontos y a conocer la forma de trabajar en otros sistemas. Quiero recordar y agradecer también, al Dr. Diego García Bellido, quien me ha apoyado y se ha acordado de mi tesis desde la otra punta del mundo. Por último, agradezco a Xabier Arroyo del CAI de Ciencias Geológicas y a los técnicos del Centro de Microscopía Lluís Brú por su inestimable ayuda con el Microscopio Electrónico de Barrido.

No puedo olvidarme de mis amigos. Los de siempre, Nuria, Ana, Laura, Almudena, Sergio y Aitor, que después de todo lo pasado en estos años, tesis incluida, seguís estando ahí. Pero especialmente a mis niñas, Ana, Nuri, Almun y Laura, porque sois mi familia que, aunque la mía es muy pequeñita y no tengo hermanos, la vida me ha dado unas hermanas que son unas grandes personas. No se pueden tener mejores guías y compañeras de aventuras. Y a los nuevos amigos que he tenido la gran suerte de ir conociendo estos años, Clara, Miguel, Bárbara y Antonio. Gracias por escuchar las peroratas de la tesis, por apoyarme y darme ánimos, por las horas en el Chuchos, las vueltas en el parque con los perretes y las partidas de Catán, que me han ayudado a desconectar y a reírme. Gracias rubia por encontrarte.

Al grupete de Mañanas Perrunas gracias Marta, Ángeles, Ana, Pepa y Ana por todo el ánimo que me habéis dado y por escucharme hablar una y otra vez de la tesis. Y no me puedo olvidar de los otros componentes del grupo, Sam, Nala, Maggie, Nico, Tuco y, aunque lejos, Byron y Corso, que son la pandilla mafiosa del Eva Perón y los mejores perretes del mundo.

Quiero agradecer también a Macarena, Mónica, Manuel, Antolina, Manuel y José Antonio, y a los peques Ma- nuel y Lucía. Gracias por vuestro cariño, apoyo y por hacerme sentir una más.

Mi familia. A ellos les debo mucho. Mucho cariño, mucho apoyo, mucho ánimo, mucho amor. Gracias a mis tíos y primos por todo, y gracias a todos mis “sobrinos”-primos, a los que me encanta ir viendo crecer. Gracias por com- partir todo este tiempo juntos, gracias por ser mi familia. Y dentro de mi familia, quiero agradecer especialmente todo el amor y apoyo incondicional que desde pequeña que me ha dado mi tía. Gracias a mi padre por tu cariño y ánimos. Gracias a mi abuelo Juan por los años que te pude tener y admirar y gracias abuelas Ofelia y Mari por haber tenido vuestro amor. Gracias a mi tía Susana, a mi tío Luciano y a mis tíos abuelos Osvaldo y Ernesto que, aunque ya no os tenga a mi lado, siempre habéis cuidado de mí. Os recuerdo siempre. Luis, muchas gracias también a ti, por tu apoyo, creo que ya podré poner el azulejo.

Aunque no pueda leer esto ni nunca sepa qué significa, quiero darle gracias a mi perrete, Pepe, que con sus carlinadas me hace reír como si fuera una niña. Su presencia en mi vida la cambió por completo y gracias a él he vivido muchas aventuras. Gracias por los paseos y los juegos que me ayudaron a solucionar muchas cosas de la tesis en mi cabeza, pero fundamentalmente a desconectar de todo y a volver a jugar.

Quiero agradecer a una persona muy especial con la que comparto cada día, cada risa, cada ilusión y cada mo- mento difícil. Gracias por aparecer en mi vida, cambiarla y mejorarla. Gracias Juan por ser mi compañero de viaje; viaje que quiero compartir a tu lado por muchos años.

He dejado al final a la persona que más me ha apoyado, que desde un primer momento me animó a perseguir mis sueños y que, cuando en un momento dado las cosas se complicaron, me siguió apoyando para que pudiese terminar con el que había sido mi sueño y mi vocación. Aunque sé que a veces hubiera preferido que hubiese seguido por otro camino, no dudó en animarme y ayudarme de todas las formas posibles para que lo cumpliera. Gracias por todo tu esfuerzo, tiempo, amor y apoyo. Siempre te he admirado. Gracias a ti, soy quien soy, a partir de ti, me voy construyendo. Por estas razones y un millón más, esta tesis está dedicada a ti, a mi madre.

ÍNDICE

Resumen	i
Abstract	iv
1.- Introducción y Objetivos	1
2.- Contexto Geológico y Estratigráfico	5
2.1.- El Macizo Varisco en el norte de Marruecos	5
2.2.- Evolución orogénica del Varisco marroquí	9
2.3.- La Región de Adarouch	11
2.4.- La Cuenca de Tindouf	12
2.5.- Antecedentes regionales	12
3.- Estratigrafía	21
3.1.- Cuenca de Azrou-Khenifra. Región de Adarouch	21
3.2.- Cuenca de Tindouf	43
4.- Metodología	51
4.1.- Trabajo de campo. Muestreo	51
4.2.- Técnicas de laboratorio	52
4.3.- Trabajo de gabinete	55
5.- Introducción al estudio de los conodontos	57
5.1.- Composición y estructura interna	
5.2.- Microestructura y ultraestructura de los euconodontos	60
5.3.- Terminología y nomenclatura en función de la morfología de los elementos conodontales	64
5.4.- Morfotaxonomía y taxonomía multielemental	69
5.5.- Terminología y nomenclatura en función de la posición de los elementos conodontales dentro del aparato conodontal	71
5.6.- Afinidades zoológicas	74
6.- Sistemática	91
6.1. Nomenclatura abierta y listas de sinonimias	93
6.2. Clasificación	93
Género <i>Idioproniodus</i>	94
Género <i>Kladognathus</i>	109
Género <i>Hindeodus</i>	124
Género <i>Cavusgnathus</i>	131
Género <i>Gnathodus</i>	136
Género <i>Declinognathodus</i>	165
Género <i>Idiognathoides</i>	169
Elementos vicariantes de Gnathodontideos y de Idiognathodontideos	171

Género <i>Mestognathus</i>	175
Género <i>Lochriea</i>	180
Género <i>Vogelgnathus</i>	189
Género <i>Synclidognathus</i>	191
7.- Tafonomía	201
7.1.- Patologías de los elementos conodontales	201
7.2.- Mecanismos de alteración tafonómica	203
8.- Bioestratigrafía	229
8.1- Límites cronoestratigráficos englobados en la sucesión carbonífera de la Meseta Central y de la Cuenca de Tindouf.	230
8.2.- Escalas bioestratigráficas	234
8.3.- Problemas existentes en la correlación de los subpisos de Europa Occidental Brigantiense-Arnsbergiense entre las facies profundas de la Cuenca de Craven y las facies someras del Bloque de Askrigg, Stainmore Trough, Bloque de Alston y Northumberland Trough (norte de Inglaterra)	247
8.4.- Análisis de las asociaciones de conodontos de la Meseta Central y de la Cuenca de Tindouf y revisión de las asociaciones de foraminíferos de la Meseta Central	251
9.- Paleoecología	271
9.1.- Modo de vida y modelos paleoecológicos	271
9.2.- Factores ambientales	274
9.3.- Estudio de los afloramientos	275
10.- Paleobiogeografía	295
10.1.- Marco paleogeográfico del norte de África	295
10.2.- Provincialismo en conodontos para el Carbonífero. Las provincias paleobiogeográficas de HIGGINS (1981b)	299
10.3.- Estudio comparativo paleofaunístico	301
11.- Conclusiones	307
Bibliografía	311
Láminas	337
Anexos	375

RESUMEN

En el presente trabajo se describen y analizan las diferentes asociaciones de conodontos registradas en dos zonas de Marruecos, la región de Adarouch (Meseta Central) y la Cuenca de Tindouf. La región de Adarouch se localiza en la parte noroeste de la Cuenca de Azrou-Khenifra, que pertenece a la parte central de la Meseta Occidental de Marruecos, y donde la sucesión carbonífera aflora en bandas de dirección NE-SO y está compuesta por diversas formaciones, de las cuales Tizra, Mouarhaz, Akerhi, Idmarrach y Tirlhela fueron muestreadas para conodontos. La Cuenca de Tindouf se localiza al sur de Marruecos y es un gran sinclinal cuyo eje presenta una dirección aproximada ESE-NNO, aflorando parte del sinclinal al oeste de Algeria y norte de Mauritania. Su flanco norte es un gran escarpe que forma la cadena montañosa de Djebel Ouarkiz, donde se levantaron varias secciones estratigráficas que componen la sección compuesta de Tinguiz Remz. En esta sección se encuentran representadas formaciones carboníferas de Betaina y Ouarkiz, las cuales fueron muestreadas para conodontos. Entre ambas regiones se tomaron 168 muestras lo que implicó un total de 465,8491 kg de roca para procesar en laboratorio y 14,0051 kg de residuo sólido insoluble para ser triado posteriormente, obteniéndose 5921 elementos conodontales entre la región de Adarouch y la Cuenca de Tindouf.

En el conjunto de las formaciones de la región de Adarouch se han identificado hasta 10 géneros, 18 especies y 9 subespecies de taxones multielementales de conodontos donde *Gnathodus bilineatus* y *Gnathodus girtyi*, *Lochriea commutata*, *Idioproniodus claviger*, *Idioproniodus conjunctus*, *Kladognathus tenuis/complectens* y “*Gnathodus*“ *homopunctatus* son los taxones más comunes. En menor número se registran *Mestognathus*, *Syncladognathus*, *Cavusgnathus* y *Vogelgnathus*. Las asociaciones de conodontos más abundantes provienen de la parte superior de la Fm Tizra, donde se registra una fauna indicativa de ambientes relativamente profundos en la plataforma externa y que se caracteriza por la biofacies de *Idioproniodus*, definida por el predominio de *Idioproniodus* y, de *Gnathodus* y *Lochriea*. En esta asociación varios ejemplares presentan microtexturas de sobrecrecimientos epitaxiales de apatito criptocristalino, así como conodontos con diversas patologías, especialmente en formas adultas a gerontes. La asociación identificada es muy similar a la registrada en la Zona de conodontos de *Kladognathus-Gnathodus girtyi simplex* en el Pendleense (Namuriense inferior) de Inglaterra y a la descrita en la Zona de *Lochriea ziegleri* en el Tarusiense-Stesheviense (Serpujoviense inferior) de la Cuenca de Moscú. A partir de las asociaciones de foraminíferos la parte superior de la Fm Tizra fue datada como Tarusiense (Serpujoviense inferior). Además, se ha evaluado el CAI de los conodontos, obteniéndose unos valores de 2,5-3 que a partir del diagrama de Arrhenius indicarían que el rango máximo de temperatura a la que fue expuesta la roca que los englobaba es de 90-125°C. Estos valores se corresponden con una carga sedimentaria en la zona igual o superior a 2300 m.

La Formación Mouarhaz no fue productiva en conodontos mientras que las formaciones Akerchi y Tirlhela presentan una diversidad y abundancia bajas. La Fm Akerchi representa medios marinos someros, submareales a intermareales, en facies poco favorables para la habitabilidad de los conodontos. En las asociaciones de conodontos predominan *Cavusgnathus* y *Mestognathus*, estando presente también *Syncladognathus* y en un número muy bajo *Gnathodus*. Algunos ejemplares en esta formación presentan evidencias de abrasión y se han encontrado unos pocos elementos reelaborados. Esta formación fue datada por foraminíferos como Serpujoviense-Bashkiriense (en el techo). La Fm Idmarrach y gran parte de la Fm Tirlhela representan una sedimentación carbonatada en medios relativamente profundos a someros de la plataforma interna, registrándose a techo de la primera y hacia la mitad de la segunda una secuencia de somerización en la plataforma que caracteriza el evento de regresión del Bashkiriense. Este episodio se encuentra mejor desarrollado en la Fm Tirlhela, por lo que las asociaciones de conodontos son muy poco diversas y abundantes. En la Formación Idmarrach las asociaciones de conodontos son de tipo mixto con mezclas de formas de aguas profundas (*Gnathodus*, *Lochriea*) y someras (*Mestognathus*, *Cavusgnathus*), y con taxones comunes en condiciones intermedias entre ambas (*Kladognathus*, *Syncladognathus*), indicando medios submareales dentro de la plataforma interna. Las asociaciones de foraminíferos permiten datar a la Fm Idmarrach como Serpujoviense-Bashkiriense y a la Fm Tirlhela como Serpujoviense superior-Bashkiriense. En la Fm Idmarrach se registran *Gnathodus bollandensis* y *Declinognathodus inaequalis* que son los marcadores bioestratigráficos del Subpiso Arnsbergiense y del límite Misisípico-Pensilvánico, respectivamente y definen las Zonas de conodontos de *Gnathodus bollandensis*, que puede correlacionarse en Europa y Asia, y la Zona de *Declinognathodus noduliferus*, que se reconoce globalmente. En esta formación se registra una de las asociaciones más diversas de taxones de conodontos misisípicos en materiales pensilvánicos de las que se conocen en la literatura. El CAI de los conodontos de estas tres formaciones es de 3-3,5 implicando que la roca que los contenía fue expuesta a un rango máximo de temperatura de 125-156,5°C. Estos valores mayores podrían explicarse por una mayor carga sedimentaria por un mayor apilamiento de materiales debido a la actividad tectónica en la zona oriental de la cuenca.

La sucesión carbonífera estudiada en Tinguiz Remz en la Cuenca de Tindouf fue datada como Asbiense superior (Viseense superior)-Krasnopolyaniense (Bashkiriense inferior) mediante foraminíferos. Está compuesta por las formaciones Betaina y Ouarkziz representativas de facies someras, fundamentalmente submareales e intermareales, dentro de una plataforma/rampa media e interna, por lo que sólo en la parte superior de la Fm Ouarkziz se han registrado conodontos. Estas asociaciones son muy poco diversas y abundantes distinguiéndose hasta 6 géneros, 6 especies y una subespecie de forma multielemental. Los taxones presentes en orden decreciente de abundancia son *Kladognathus*, *Cavusgnathus*, *Hindeodus*, *Mestognathus* y *Lochriea*. A techo de la formación, se registra *Idiognothoides sulcatus sulcatus*? que indica una edad Krasnopolyaniense (Bashkiriense inferior). Los conodontos presentan un CAI de 1,5 indicando temperaturas máximas de exposición de entre 50-90°C.

Las asociaciones de conodontos tanto de la región de Adarouch como las de la Cuenca de Tindouf para el Viseense superior-Bashkiriense son características de las biofacies de medios someros de la “provincia” de Eurasia, registradas en diversas cuencas de Europa occidental y oriental (norte de Inglaterra, Cuenca de Moscú, Cuenca de Lublin en Polonia, Cuenca de Béchar en Argelia). Las diferencias existentes en la composición de las asociaciones entre las diversas cuencas de esta “provincia” depende más de aspectos paleoecológicos, si son asociaciones de facies someras (i.e. las estudiadas en el presente trabajo) o de facies profundas (p. ej., Zona Cantábrica), que paleobiogeográficos. Asimismo, también son similares con las registradas en medios muy someros de las Provincias Atlánticas de Canadá, especialmente en el caso de las formaciones Akerchi y Ouarkziz.

ABSTRACT

This Ph.D. Thesis is focused on the different conodont assemblages recovered from the Adarouch region (Central Meseta) and the Tindouf basin (Morocco). The Adarouch region is situated to the northwest of the Azrou-Khenifra Basin, in the central part of the Western Meseta, where the Carboniferous succession crops out in NE-SW oriented strips and where the Tizra, Mouarhaz, Akerchi and Tihela formations were sampled for conodonts. The Tindouf Basin is a vast syncline with its major axis oriented ESE-NNW, situated between southern Morocco and western Algeria and to the north of Mauritania. Its northern limb constitutes a major escarpment, the Djebel Ouarkiz mountain range, in which several stratigraphic sections were studied in the composite section of Tinguiz Remz. In this section, the Betaina and Ouarkiz formations were studied for conodonts. In both regions, 168 levels were sampled for conodonts, implying a total of 465.8491 kg of rocks processed in the laboratory and 14.0051 kg of solid insoluble residue for picking. In total, 5921 conodonts were recovered.

Conodonts of the formations of the Adarouch region could be ascribed to 10 different multielemental genera of which 18 species and 9 subspecies were identified. The main and most abundant taxons recorded are, *Gnathodus bilineatus* y *Gnathodus girtyi*, *Lochriea commutata*, *Idioproniodus claviger*, *Idioproniodus conjunctus*, *Kladognathus tenuis/compectens* and “*Gnathodus*“ *homopunctatus*, whereas *Mestognathus*, *Synclidognathus*, *Cavusgnathus* and *Vogelgnathus* are less common, sometimes constituting a minor component in certain assemblages. The upper part of the Tizra Fm contains the most abundant assemblage of conodonts representative of relatively deep-water environments in an external platform and where the dominance of *Idioproniodus* as well as *Gnathodus* and *Lochriea* has allowed the recognition of the *Idioproniodus* biofacies. Pathological conodonts and adult/gerontic specimens with cryptocrystalline overgrowths of apatite on their “oral” surfaces are common in this assemblage. Its composition is very similar to those conodont assemblages from the *Kladognathus-Gnathodus girtyi simplex* conodont Zone from the Pendleian (lower Namurian) of England and the *Lochriea ziegleri* Zone from the Tarusian-Steshevian (lower Serpukhovian) of the Moscow Basin. This upper part of the Tizra Formation has been dated as Tarusian-Steshevian (lower Serpukhovian) by means of foraminifers. CAI values of 2,5-3 obtained by conodonts, once plotted in the Arrhenius plot, indicate heating temperature ranges of 90-125°C for the Tizra Fm, which are consistent with a sedimentary overburden equal to or higher than 2,300 m.

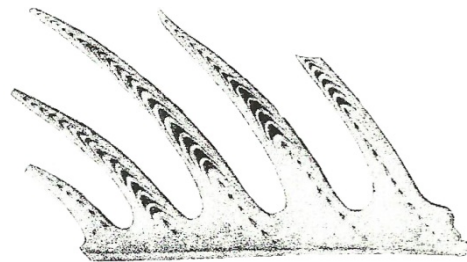
The Mouarhaz formation did not yield conodonts, while low diversities and abundances characterize the conodont faunas from the Akerchi and Tihela formations. Shallow-water environments, subtidal to intertidal, are recorded in the Akerchi Fm, which represent unfavorable facies for the conodont animal. The most distinctive conodonts in these faunas are *Cavusgnathus* and *Mestognathus*, *Synclidognathus* is also represented, whereas *Gnathodus* is a minor constituent. Evidence of abrasion has been observed in some specimens, as well as reworking of some conodont elements. By means of foraminifers the Akerchi Fm was dated as Serpukhovian-Bashkirian (at its top). The Idmarach Fm as well as most of the Tihela Fm is mainly a calcareous succession deposited in relatively deep-water environments in an inner platform. The regressive event which characterises the base of the Bashkirian in the Adarouch region is recognised as a shallowing sequence at the top of the Idmarach Fm and from the middle part to the top of the Tihela Fm, where it is better developed and, hence the conodont faunas of the latter are impoverished compared to those from the Idmarach Fm. In the Idmarach Fm a mixed conodont fauna is recorded, where deep-water genera (*Gnathodus*, *Lochriea*) coexist with shallow-water conodonts (*Mestognathus*, *Cavusgnathus*), as well as with other taxons which are well known as dwellers in both shallow-water to relatively deep-water environments (*Kladognathus*, *Synclidognathus*). The foraminiferal assemblages recorded in the Idmarach and Tihela formations, allow the recognition of the Serpukhovian-Bashkirian and the upper Serpukhovian-Bashkirian boundaries, respectively. Taking into consideration conodonts, the record in the Idmarach Fm of the biostratigraphic markers of the Arnsbergian Substage and the Mississippian-Pennsylvanian boundary, *Gnathodus bollandensis* and *Declinognathodus inaequalis*, respectively, has enabled the recognition of two conodont biozones in this formation, the *Gnathodus bollandensis* Zone, which can be acknowledged in Europe and Asia, and the *Declinognathodus noduliferus* Zone, that can be correlated globally. It is interesting to point out that the Bashkirian rocks from this formation contain one of the richest mississippian conodont faunas known from the literature, being *Declinognathodus* the only Pennsylvanian taxon recorded from this Bashkirian sequence. CAI values from the Akerchi, Idmarach and Tihela formations have values that range from 3-3,5 corresponding to heating temperatures of 125-156,6°C. These higher values with respect to those of the Tizra Fm, imply a higher overburden related to the tectonic activity that characterises the eastern part of the Azrou-Khenifra Basin during the main Carboniferous event of the Variscan Orogeny, by which higher amounts of Carboniferous rocks were piled up due to the emplacement of of nappes from the Eastern Meseta

The studied Carboniferous succession from Tinguiz Remz (Tindouf Basin) spans the Asbian (upper Viséan) to the Krasnopolyanian (lower Bashkirian) as recorded by foraminifers. The Betaina and Ouarkiz formations were deposited under shallow-water conditions, subtidal and intertidal, within a middle to inner platform/ramp, being

the main cause for the sole recovery of conodonts in the upper part of the Ouarkiz Fm, due to unfavorable facies. Within the impoverished assemblages recovered, 6 multielemental genera, 6 species, and 1 subspecies have been identified, dominated in order of abundance by *Kladognathus*, *Cavusgnathus*, *Hindeodus*, *Mestognathus* and *Lochriea*. *Idiognathoides sulcatus sulcatus?* has been recorded from the top of the Formation supporting a Krasnopolyanian age. The CAI value is interpreted as 1,5 implying overheating temperatures of 50-90°C.

The upper Viséan-Bashkiran conodont assemblages from both the Adarouch region and the Tindouf Basin conform to the shallow-water biofacies of the Eurasian “province” recognised in different basins of Western and Eastern Europe (north of England, Moscow Basin, Lublin Basin in Poland, Béchar Basin in Argelia) during the Carboniferous. The differences in the composition of the conodont assemblages between the diverse basins of this “province” are due to palaeocological factors rather than palaeogeographical ones. This differences between shallow-water and deep-water environments can be exemplified with the Moroccan assemblages of this study compared to those of the Cantabrian Mountains.. The conodont assemblages of the present study show some similarity with those of the Maritime Provinces of Canada, especially those from the Akerchi and Ouarkiz formations.

1.-INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS



Centrodus simplex PANDER (1856,
p. 31, Tab. 2A, fig. 2)

1. INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS

Desde el descubrimiento por PANDER (1856) de los conodontos, elementos mineralizados del aparato oral del animal conodonto, estas micropiezas se han empleado fundamentalmente para estudios bioestratigráficos y, desde hace unas décadas, ha cobrado importancia su uso en la prospección de recursos de interés económico al actuar como geotermómetros de amplio espectro (50-600°C) (EPSTEIN *et al.*, 1977; REJEBIAN *et al.*, 1987; SARMIENTO & GARCÍA-LÓPEZ, 1996). Aunque no sólo pueden emplearse como geotermómetros, su utilidad se ha comprobado en diversos campos, como por ejemplo, en análisis paleoecológicos y paleobiogeográficos, en estudios estratigráficos y tectónicos, en la prospección de hidrocarburos, en la detección de posible actividad hidrotermal y, más recientemente, en el análisis de los elementos traza que pueden formar parte de su composición para conocer el quimismo de las aguas y observar posibles variaciones en éstas, entre otros.

Una primera aproximación en el estudio de este grupo fósil por parte de la autora de la presente Tesis Doctoral tuvo lugar durante su Tesis de Licenciatura (MEDINA-VAREA, 2003), en la que se estudiaron los conodontos del Carbonífero (Serpujoviense) del Área del Guadiato en Sierra Morena (Córdoba, España). Durante los primeros años de esta tesis se realizaron diversas campañas de campo en el Área del Guadiato entre los años 2003 a 2005, para levantar nuevas secciones estratigráficas y obtener nuevas muestras con el fin de realizar un estudio completo sobre los conodontos de esta zona integrando, a su vez, los datos de la Tesis de Licenciatura. Desafortunadamente, las muestras obtenidas en la mayoría de las secciones de Sierra Morena resultaron ser improductivas, o no aportaron nuevos datos. Al mismo tiempo en que se estudiaban las muestras de Sierra Morena, también se realizaban otras campañas en Marruecos, en concreto en la región de Adarouch en la Meseta Central marroquí, por parte de miembros del Instituto de Geociencias (IGEO) y del Grupo de Investigación del Carbonífero de la Universidad Complutense de Madrid. En esta región, el grupo de trabajo viene realizando campañas de campo en colaboración con otros investigadores europeos y marroquíes desde el año 2001 (p. ej., CÓZAR *et al.*, 2008a, 2011; SAID, 2005, SAID *et al.*, 2010, 2011). Las muestras de Marruecos resultaron ser más productivas que las de Sierra Morena y reflejaban una mayor representatividad de las diversas facies presentes en las distintas secciones así como la evolución de las distintas especies de conodontos a lo largo del Viseense, Serpujoviense e incluso Bashkiriense inferior, que lo que habían llegado a demostrar las de Sierra Morena. Este hecho indicó la conveniencia de centrar el trabajo en las asociaciones de conodontos de Marruecos. Además, se conocen pocos estudios sobre conodontos en esta parte de la meseta marroquí. De hecho, en la Cuenca de Azrou-Khenifra sólo hay un estudio de conodontos del Devónico (RAJI & BENFRIKA, 2009) y ya, posteriormente, un trabajo centrado en el

análisis del Índice de Alteración del Color de los conodontos (CAI) de conodontos del Carbonífero (NEQQAZI *et al.*, 2014), pero que no aborda otros campos de estudio con este grupo fósil.

La sucesión del Carbonífero de la zona de Adarouch (parte central de la Meseta Occidental o Meseta Central) aflora en varios bloques fallados o cabalgamientos (i.e. BERKHLI, 1999, VACHARD *et al.*, 2006) y presenta una edad que abarca del Viseense superior hasta el Bashkiriense (DEDOK & HOLLARD 1980; BERKHLI, 1999; BERKHLI & VACHARD, 2001, 2002; BERKHLI *et al.*, 2001; CÓZAR *et al.*, 2008a, 2011). Las formaciones del Carbonífero en la región de Adarouch se incluyen en la parte noroeste de la Cuenca de Azrou-Khenifra de las cuales, Tizra, Mouarhaz Akerchi, Idmarrach y Tihela son las formaciones que han sido objeto de estudio para conodontos en el presente trabajo.

Las campañas de campo que se desarrollaron entre los años 2007-2012 se llevaron a cabo en el Sáhara, en concreto en la Cuenca de Tindouf, un gran sinclinal con un eje aproximadamente ESE-NNO, situado al sur de Marruecos, al oeste de Algeria y norte de Mauritania, cuyo flanco norte es un gran escarpe que forma la cadena montañosa de Djebel Ouarkiz. En esta zona se levantaron varias secciones estratigráficas, que constituyen la sección compuesta de Tinguiz Remz que abarca la totalidad de la sucesión marina carbonatada de las formaciones Betaina y Ouarkiz, que fue estudiada para foraminíferos, algas calcáreas, corales y conodontos por el grupo de Carbonífero (SOMERVILLE *et al.*, 2013, RODRÍGUEZ *et al.*, 2013a, 2013b, CÓZAR *et al.* 2014a, b, c; CÓZAR *et al.*, 2015b). El interés en esta nueva área se debió a la existencia de trabajos previos pero que, al centrarse en estudios bioestratigráficos no se poseía una base de datos lo suficientemente completa y representativa de las asociaciones fósiles de la cuenca y que, además, permitiese una comparación detallada con otras cuencas mejor estudiadas.

El objetivo principal de esta Tesis Doctoral es el estudio integral de los conodontos de la Meseta Central de Marruecos y de la Cuenca de Tindouf. Este objetivo se estructura en una serie de objetivos secundarios:

- determinación taxonómica de los elementos conodontales recuperados.
- análisis tafonómico de los especímenes para diferenciar los procesos que pudieron haberlos afectado antes y después del enterramiento.
- realización de un estudio bioestratigráfico e interpretación de las secuencias observadas y posterior comparación con las biozonas de conodontos ya establecidas para el Carbonífero en cuencas del Paleotethys Occidental.
- interpretación del ambiente paleoecológico representado en cada sección a partir de las asociaciones de conodontos presentes en ellas.

- estudio paleobiogeográfico de las asociaciones de conodontos de la Meseta Central y de la Cuenca de Tindouf con aquellas estudiadas en cuencas próximas del norte de África y de otras cuencas del Paleotethys.

Como se ha mencionado previamente, el conocimiento de los elementos conodontales en la zona de la Meseta marroquí y, en concreto, en la cuenca de Azrou-Khenifra es escaso. A su vez, el conocimiento de los conodontos de la Cuenca de Tindouf es prácticamente nulo, estando limitado a la mención de cuatro taxones identificados por WEYANT (1985). Es de destacar este vacío de datos en cuencas tan próximas a otras europeas en las que sí existe un registro bastante completo de los elementos conodontales (p. ej., España, Francia e Inglaterra) y, por tanto, con las que no se podían establecer comparaciones y correlaciones fiables. El estudio taxonómico de los conodontos de las cuencas en Marruecos viene a complementar el conocimiento de las asociaciones del Palaeotethys Occidental, en concreto para el periodo del Viseense superior a Bashkiriense basal. Aunque las asociaciones de conodontos del Viseense superior-Bashkiriense son bastante conocidas en facies relativamente profundas (p. ej., Cordillera Cantábrica) así como las asociaciones de facies someras durante el Viseense superior, los afloramientos y, por lo tanto, los elementos conodontales de las facies someras durante el Serpujoviense y Bashkiriense basal son poco conocidos debido a la escasez de plataformas someras marinas en Europa occidental para dicho intervalo. En el apartado de sistemática se intentará asignar a géneros, especies y subespecies multielementales aquellos ejemplares que presenten los caracteres morfológicos diagnósticos que permitan su identificación. El estado de preservación es un factor fundamental para la identificación taxonómica, ya que si los ejemplares se encuentran muy fragmentados no podrán ser identificados en detalle, y se incluirán dentro del grupo “fragmentos no identificables”. A partir de la identificación de las asociaciones registradas podrán realizarse los análisis bioestratigráfico, paleoecológico y paleobiogeográfico.

Debido a que uno de los objetivos fundamentales de este estudio es el bioestratigráfico, es indispensable establecer si dentro de las distintas asociaciones registradas se recuperan elementos reelaborados que pueden llevar a error a la hora de realizar las dataciones de éstas y de los niveles en los que se hayan obtenido conodontos. Ésta es solo una de las razones por las que fue necesario realizar un análisis tafonómico de las asociaciones de conodontos obtenidas tanto en la región de Adarouch (Meseta Central) como en la Cuenca de Tindouf. Además, la existencia de procesos de alteración tafonómica como la disolución o la presencia de distorsiones mecánicas, pueden permitir evaluar los efectos de la metodología empleada en la extracción de los elementos conodontales en función de si se observan disolución o fracturas de los elementos que no estén relacionadas con procesos tafonómicos. Estos procesos, junto como otros como la abrasión, bioerosión, la necrocinesis y la con-

siguiente determinación de la autoctonía o aloctonía de los elementos conodontales de los taxones que componen las faunas, entre otros, aportan información sobre los factores ambientales del medio que podría habitar el conodonto y que pudieron afectar a su distribución. Dentro del estudio tafonómico de los ejemplares, se incluye la determinación del Índice de Alteración de los conodontos (CAI) de los mismos, del cual se puede conocer la máxima paleotemperatura a la que fue expuesta la roca que los englobaba. Además se realizará la comparación de los valores obtenidos tanto en la región de Adarouch (Meseta Central) como en la Cuenca de Tindouf con los datos proporcionados por otros autores en la región.

En cuanto al estudio bioestratigráfico de las asociaciones de conodontos registradas tanto en la región de Adarouch (Meseta Central) como de la Cuenca de Tindouf, debido al carácter eminentemente somero de la mayor parte de las facies analizadas en ambas regiones, además de la comparación con las escalas establecidas en el Paleotethys y, en concreto con el esquema cronoeestratigráfico de Europa Occidental, la información obtenida mediante las conodontos recuperados en Marruecos ha sido calibrada con la escala del esquema cronoeestratigráfico de la Plataforma Rusa. Esto se debe a que originalmente, las dataciones publicadas por los miembros del proyecto de investigación, fundamentalmente para la región de Adarouch, se basaban en la distribución de foraminíferos en cuencas del Paleotethys Occidental según el esquema cronoeestratigráfico de Europa Occidental. En trabajos posteriores, CÓZAR & SOMERVILLE (2014, 2015) observaron que las distribuciones de foraminíferos reconocidas en facies someras pero correlacionadas de forma indirecta con la escala cronoeestratigráfica de Europa Occidental, a su vez basada en otros grupos fósiles de medios profundos, al contrastarlas con las distribuciones de foraminíferos según la escala cronoeestratigráfica de la Plataforma Rusa, que cuenta con datos de foraminíferos de facies someras, se producían discrepancias en las correlaciones tradicionalmente asumidas entre pisos de ambos esquemas cronoeestratigráficos. Este análisis se ha trasladado en la presente Tesis Doctoral a las asociaciones de foraminíferos estudiadas previamente por CÓZAR *et al.* (2008a y 2011) en la región de Adarouch, para comprobar si se producían las mismas discrepancias, ya que éstas también podían afectar a la distribución de los conodontos y, por lo tanto, a la datación de las asociaciones. En función de lo anterior, uno de los objetivos en el apartado de bioestratigrafía ha sido la actualización de las dataciones tanto de la región de Adarouch como de la Cuenca de Tindouf en función de los datos de foraminíferos publicados en cuencas del Paleotethys occidental durante los años 2014 y 2015 y su estudio conjunto con las asociaciones de conodontos registradas en ambas regiones. Dentro del estudio bioestratigráfico de las asociaciones es conveniente incluir también datos sobre el análisis paleoecológico de éstas, ya que la composición de las asociaciones puede variar en función si se regis-

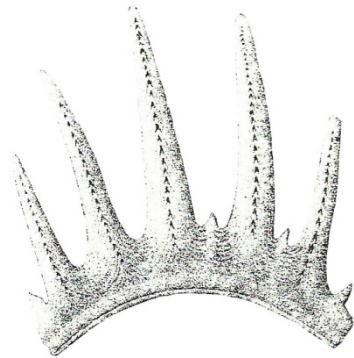
tran en medios de facies someras o profundas, y por lo tanto, aunque muchas de las biozonas de conodontos establecidas en diversas cuencas del Paleotethys npuede correlacionarse casi globalmente (exceptuando las del Midcontinent americano), otras tantas biozonas solo se reconocen en cuencas de medios de facies someras o de facies profundas. De hecho se reconocen biozonas de conodontos distintas dependiendo de si se han elaborado a partir de asociaciones de conodontos registradas en medios someros o profundos. En la elaboración del estudio bioestratigráfico mediante conodontos se marcaron como pasos a seguir: la determinación de aquellos taxones que puedan actuar como posibles marcadores bioestratigráficos de límites de subsistemas y/o pisos que son conocidos para el Carbonífero, en el caso que se registrasen, la comparación de los rangos estratigráficos de los taxones presentes con los conocidos de otras cuencas del Paleotethys y el posible reconocimiento de biozonas de conodontos y su correlación con las biozonas carboníferas de conodontos ya establecidas en otras cuencas del Paleotethys.

La importancia de la realización de un análisis paleoecológico de las asociaciones de conodontos marroquí estudiadas en la presente Tesis Doctoral radica en que hasta la fecha, apenas existen datos sedimentológicos y paleoambientales de las secciones estudiadas. Una parte importante de la información que se puede emplear para la realización de este estudio proviene no sólo de los taxones de conodontos identificados y de sus preferencias paleoecológicas, sino también del análisis tafonómico de los ejemplares de las diferentes asociaciones registradas, ya que algunos de los procesos tafonómicos que puedan encontrarse presentes en éstos, pueden revelar información sobre el medio sedimentario

que habitaron o en el que se han registrado, como por ejemplo, la energía y la existencia de transporte post-mortem. Asimismo, para la realización del estudio paleoecológico se integraron los datos obtenidos del estudio litoestratigráfico y del análisis de microfacies, así como la información proporcionada por el residuo sólido insoluble del que se extraen los elementos conodontales durante el triado.

Por último, la comparación paleobiogeográfica de las faunas de conodontos de la Meseta marroquí y de la Cuenca de Tindouf aporta aún más información que puede ser útil para obtener una visión más amplia de la controvertida situación de la Meseta marroquí, tanto sobre su origen como posición y desplazamiento, respecto de Gondwana (Cuenca de Tindouf). Para la realización del análisis paleobiogeográfico resulta muy importante la información obtenida de la caracterización paleoecológica de las asociaciones de conodontos, ya que la composición de éstas puede variar en función de si reflejan medios de facies profundas o someras. Este hecho es de suma importancia al comparar las asociaciones de conodontos marroquíes con las de otras cuencas del Paleotethys debido, fundamentalmente, a que la similitud entre las primeras y las segundas en función de los conodontos puede variar en función de si la cuenca con que se compara presenta una asociación de conodontos de facies someras o profundas. A partir de estos datos se evalúa dentro de este apartado si las asociaciones de la Meseta Central y Tindouf pertenecen a algunas de las provincias paleobiogeográficas reconocidas en el Carbonífero y si existen diferencias sustanciales entre las asociaciones de la Meseta Central y de la Cuenca de Tindouf, y con otras cuencas del Paleotethys, más allá de los aspectos meramente paleoecológicos.

2.-CONTEXTO GEOLÓGICO Y ESTRATIGRÁFICO



Centrodon convexus PANDER (1856,
p. 31, Tab. 2A, fig. 4)

2. CONTEXTO GEOLÓGICO Y ESTRATIGRÁFICO

2.1.- El Macizo Varisco en el norte de Marruecos

El Macizo Varisco del Norte de África se extiende desde el oeste de Mauritania hasta el norte de Algeria y constituye la rama suroeste del Macizo Varisco enfrentada directamente al margen noroeste de Gondwana (MICHARD *et al.*, 2010). En Marruecos, como señalan HOEPFFNER *et al.* (2005), es donde mejor afloran los materiales del Paleozoico permitiendo distinguir diversos dominios estructurales (MICHARD, 1976; PIQUÉ & MICHARD, 1981, 1989; PIQUÉ, 1984, 1989, 1994, 2001; HOEPFFNER *et al.*, 2005; MICHARD *et al.*, 1989, 2008; Fig. 2.1B). HOEPFFNER *et al.* (2005) y MICHARD *et al.* (2008) realizaron dos trabajos de síntesis sobre el Varisco marroquí basándose en diferentes estudios, tanto estratigráficos, sedimentológicos, paleontológicos, petrográficos como tectónicos, facilitando así la comprensión y la obtención de una visión global de la sedimentación paleozoica en esta zona y de los distintos eventos de deformación que la afectaron como consecuencia de la Orogenia Varisca. Aunque la nomenclatura de los dominios estructurales que pueden reconocerse en el Macizo Varisco de Marruecos puede variar de unos autores a otros, en un trabajo posterior de MICHARD *et al.* (2010) esta nomenclatura se reorganiza pudiéndose distinguir los siguientes dominios:

La Cadena de las Mauritánides

Aunque originalmente se consideraba con este nombre a la cadena de plegamiento paleozoica que bordeaba la parte occidental de África desde Senegal hasta el norte de Marruecos (SOUKY, 1962) actualmente como indican MICHARD *et al.* (2010), el concepto se ha restringido al cinturón paleozoico que se extiende al sur del Frente Sud-Atlásico que se encuentra cubierto parcialmente por las cuencas costeras atlánticas y que se caracteriza por cabalgamientos con vergencia hacia el E que se emplazan sobre el Cratón de África Occidental (SOUKY, 1969). En la parte marroquí está constituida por el Macizo sahariano de Oulad Dlim, al sur de Marruecos, que se caracteriza por una estructura de cabalgamientos con vergencia hacia el Escudo de Reguibat en el Cratón de África Occidental (Fig. 2.1A) (MICHARD *et al.*, 2010). La secuencia paleozoica no es muy potente (500-2000 m) comparada con otras zonas y la tectónica es de cobertera ("thin-skinned tectonics"). MICHARD *et al.* (2010) incluyen también el segmento de Bas Draa del Anti-Atlas (Fig. 2.1A), localizado en la parte más occidental de éste último y al norte del Macizo de Oulad Dlim, donde el Paleozoico presenta una mayor potencia y la tectónica es de tipo basamento ("thick-skinned tectonics"), estando involucrado el basamento Precámbrico en el acortamiento y deformación del "inlier" de Bas Draa. Por último, MICHARD *et al.* (2010) incluyen el transecto de Ifni del Anti-Atlas (Fig. 2.1A), caracterizado también por el mismo tipo de tectónica y estructuras

con vergencias al ESE como los cabalgamientos al suroeste del "inlier" de Ifni, en el área de Plage Blanche.

El Dominio del Anti-Atlas

El Dominio del Anti-Atlas se extiende al S del Dominio de la Meseta y conecta al E con las Montañas de Ougarta (MICHARD *et al.*, 2008), otra estructura varisca, que se extiende fundamentalmente por Argelia, y separa las zonas saharianas marroquíes del resto de cuencas carboníferas de la Plataforma del Sahara (Figs. 2.1A, B).

En este dominio destaca la cadena montañosa del Anti-Atlas, que se dispone de forma más o menos paralela con la cadena montañosa del Alto Atlas durante gran parte de su extensión. La media de altura en el Anti-Atlas es de 2000 a 2500 m, excepto en el área de Siroua donde debido a la presencia de un volcán del Neógeno alcanza los 3000 m. Esta cadena montañosa se terminó de levantar durante el Neógeno, contemporáneamente con el Alto Atlas, como el resultado de la convergencia de placas y por ascenso de la astenosfera (MICHARD *et al.*, 2008).

El Anti-Atlas también es un cinturón de plegamiento del Paleozoico (MICHARD *et al.*, 2008) que se caracteriza por "inliers" (tradicionalmente denominados "boutonniers" en la literatura). Estos "inliers" son antiformal falladas en mayor o menor grado en las que afloran materiales del Precámbrico debido a la erosión post-Varisca y que se encuentran rodeados por materiales del Paleozoico más o menos deformados.

En el extremo meridional de este dominio se localiza la Cuenca de Tindouf que es la sucesión paleozoica sin apenas deformación varisca del Cratón de África Occidental (HOEPFFNER *et al.*, 2005) (Fig. 2.1A).

MICHARD *et al.* (2008) señalan que aunque la serie paleozoica del Anti-Atlas de este dominio se vio afectada por la Orogenia Varisca, el grado de deformación es menor que el de los segmentos variscos del centro y norte de Marruecos, donde se emplazaron granitos, fue afectado por metamorfismo regional y la deformación fue más penetrativa. Estos autores interpretan que el Anti-Atlas puede considerarse como el cinturón de plegamiento de foreland tanto del Varisco de la Meseta como del noroeste de las Mauritánides.

El Dominio de la Meseta o "Bloque de la Meseta"

MICHARD *et al.* (2010), basándose en los trabajos de HOEPFFNER *et al.* (2005) y MICHARD *et al.* (2008), indican que este dominio no es un único bloque estructural, sino que se compone de diversos subdominios o bloques estructurales de corteza fina que se corresponden con "terrane" perigondwánicos que habrían sufrido un desplazamiento moderado respecto al margen noroeste de

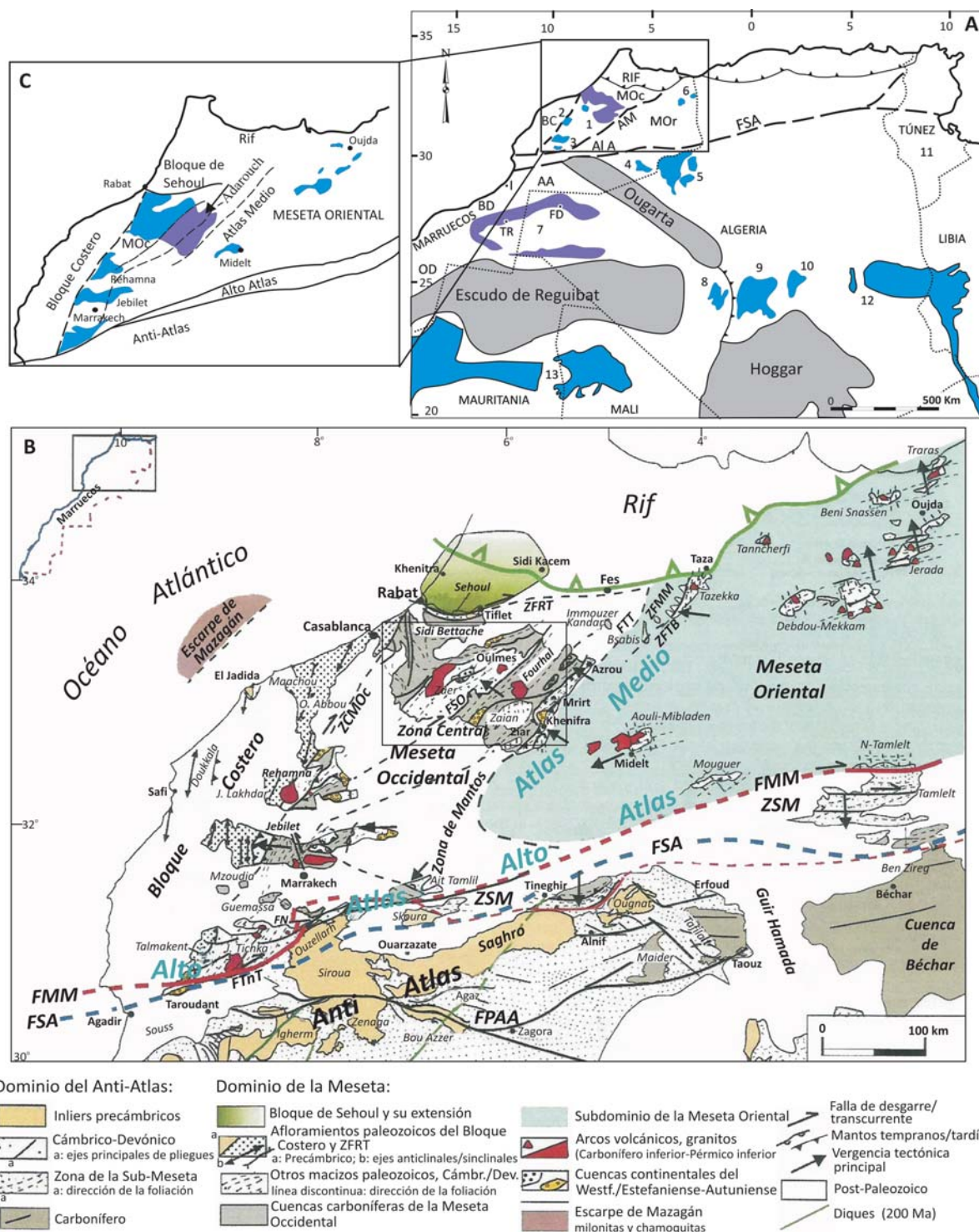


Figura 2.1.- A) Principales cuencas carboníferas de Marruecos, Algeria y Túnez (en azul y en violeta): 1 Macizo Central (Meseta Central), 2 Rehamna, 3 Jebilet, 4 Tafilalt, 5 Béchar, 6 Jerada, 7 Tindouf, 8 Regann, 9 Ahnet, 10 Mouydir, 11 Carbonífero sub-superficial, 12: Illizi-Ghadames; 13: Taoudenni. Las cuencas estudiadas en la presente Tesis Doctoral se indican en violeta y los macizos proterozoicos en gris. AA: Anti-Atlas, Al A: Alto Atlas, AM: Atlas Medio, BC: Bloque Costero, BD: “inlier” de Bas Draa, FD: sección de Fom Defili, FSA: Frente Sud-Atlásico, I: “inlier de Ifni, MOc: Meseta Occidental, MOR: Meseta Oriental, TR: sección de Tinguiz Remz, OD: Macizo de Oulad Dlim (modificada de CÓZAR *et al.*, 2011). B) Mapa estructural del Varisco del N de Marruecos modificada de MICHARD *et al.* (2010). FMM: Falla de la Meseta Meridional, FPAA: Falla Principal del Anti-Atlas, FSO: Falla de Smaala-Oulmes, ZFTB: Zona de Falla de Tazekka-Bsabis, FTnT: Falla de Tizi n’Test, FTT: Falla de Tizi n’ Tretten, FSA: Frente Sud-Atlásico, ZCMOc: Zona de Cizalla de la Meseta Occidental, ZFMM: Zona de Falla de la Meseta Media, ZFRT: Zona de Falla de Rabat-Tiflet, ZSM: Zona de la Sub-Meseta. C) Detalle del Varisco en Marruecos, en color azul se marcan los afloramientos carboníferos y en violeta la Cuenca de Azrou-Khenifra; la flecha indica la localización de la Región de Adarouch, al N de la Cuenca de Azrou-Khenifra (modificada de CÓZAR *et al.*, 2011).

Gondwana y que se acrecionaron, entre ellos y a dicho margen de Gondwana, en el Devónico Superior-Carbonífero superior. Estos subdominios presentan deformaciones y plegamientos de distintas edades y diferentes grados de metamorfismo (Fig. 2.1B, C).

El Bloque de Sehoul

Se extiende desde la Zona de Falla de Rabat-Tiflet (ZFRT) hasta, probablemente, por debajo del foredeep occidental del Rif (Fig. 2.1B) (MICHARD *et al.* 2010). Se caracteriza fundamentalmente porque la sucesión del Cámbrico y Ordovícico se encuentra afectada por metamorfismo de bajo grado y pliegues con dirección E, y que se encuentra intruida por el granito de Rabat de tipo calco-alcalino. A partir de dataciones del granito y de filitas del Cámbrico (EL HASSANI *et al.* 1991; EL HASSANI, 1994), tradicionalmente se ha considerado que la deformación presente en este bloque se debía a la Orogenia Caledoniana, siendo uno de los pocos “terrane” de Marruecos donde se observan los efectos de esta orogenia (HOEPFFNER *et al.*, 2005; MICHARD *et al.*, 2008; SIMANCAS *et al.*, 2005). Debido a esto se interpreta por muchos autores como un “terrane” exótico proveniente del Cinturón de Plegamiento acadiano de los Apalaches o de la parte “S del Cinturón de Plegamiento Caledoniano” de Europa o Sárdico (MICHARD *et al.*, 2008). Según MICHARD *et al.* (2008) se habría acrecionado a la Meseta durante finales del Silúrico-Devónico Inferior. Como indican MICHARD *et al.* (2010) nuevas dataciones en zircones del granito de Rabat realizadas por TAHIRI *et al.* (2010) indican edades de 367 ± 8 Ma (U-Pb) y 367 ± 3 Ma (207Pb-206Pb). En la actualidad, MICHARD *et al.* (2010) proponen que el Bloque de Sehoul se correspondería con un bloque Eo-Varisco o Acadiano, intruido por el granito de Rabat. Este bloque fue exhumado y afectado por los eventos del Devónico Superior-Carbonífero superior y acrecionado a la Zona de Falla de Rabat-Tiflet durante el Viseense. Aunque SIMANCAS *et al.* (2005) propusieron que provendría del borde SE de Avalonia, MICHARD *et al.* (2010) consideran que podría provenir del “terrane” de Meguma, al SE de Avalonia, como señalan que propuso SCHENK (1997), ya que presentan evidencias similares de la deformación Acadiana.

La Meseta Oriental

Se corresponde con los macizos paleozoicos de la Meseta Oriental, desde Midelt a Oujda, con los “inliers” de Mouguer y la parte septentrional del de Tamlelt, ambos del Alto Atlas y con la parte oriental del Macizo de Tazekka (MICHARD *et al.*, 2010) (Fig. 2.1B). Su límite occidental se define por la Zona de Falla de Tazekka-Bsabis y la Falla de Tizi n'Tretten (HOEPFFNER *et al.*, 2005), ambas conformantes de la Zona de Falla de la Meseta Media de MICHARD *et al.* (2010), y hacia el sur por la Zona de Mantos de Khenifra.

Se diferencia de la Meseta Central especialmente en su secuencia devónica, mucho más siliciclástica que la

de la plataforma carbonatada de la Meseta Central. De esta zona proceden las secuencias turbidíticas que constituyen las unidades alóctonas del Devónico en la parte Oriental de la Meseta Central o Zona de Mantos de MICHARD *et al.* (2008, 2010). La deformación varisca en esta zona es polifásica. Se reconocen los efectos del evento Eo-Varisco (Fameniense-Tournaisiense) con pliegues recumbentes o volcados con, por lo general, vergencias hacia el oeste o el suroeste y metamorfismo de facies de esquistos verdes a facies de anfibolitas. Según MICHARD *et al.* (2010), parte de la Meseta Oriental (Tazekka) estuvo emergida mientras que en otras zonas se mantuvo sumergida bajo condiciones marinas someras hasta el Westfaliense medio (Cuenca de Jerada). Este dominio se comportó como un arco magmático durante el Viseense-Westfaliense y, por lo tanto, de forma rígida en la deformación y acortamiento del evento del Carbonífero superior de la Orogenia Varisca.

La Meseta Occidental s.s.

Según MICHARD *et al.* (2010) se caracteriza porque la deformación y metamorfismo presentes en ella se produjeron, fundamentalmente, durante el evento tectónico del Carbonífero superior. Los efectos del evento Eo-Varisco pueden reconocerse en los materiales cámbricos y ordovícicos de la parte oriental de la Cuenca de Azrou-Khenifra, lo que según los autores anteriores indicaría una continuidad inicial con la Meseta Oriental. La Meseta Occidental se encuentra dividida, a su vez, en distintas zonas estructurales (Fig. 2.1B).

a) La Zona Central y la Zona de Mantos

La Meseta Central se encuentra limitada al N por el Bloque de Sehoul, al S por la Zona de Falla de Tizi n'Test (ZFTnT), al E por la Zona de Falla de Tazekka-Bsabis (ZFTB) y al O por la Zona de Cizalla de la Meseta Occidental (ZCMOc) (Figs. 2.1A, B, C). MICHARD *et al.* (2010) incluyen dentro de la Zona Central, macizos levantados, fundamentalmente los de Zaian y el anticlinorio de Zaer (con afloramientos del Cámbrico y Ordovícico) y las cuencas devono-carboníferas de Azrou-Khenifra, Fourhal, Sidi Bettache, la parte oriental de Rehamna y la parte central y oriental de los Jebilet. HOEPFFNER *et al.* (2005) subdividen a la Meseta Central en dos subdominios, la parte Occidental de la Meseta Central, denominada Zona Central por MICHARD *et al.* (2010) (Fig. 2.1B) y la parte Oriental de la Meseta, la cual se corresponde con la Zona de Mantos de MICHARD *et al.* (2008, 2010) (Fig. 2.1B). Las zonas Central y de Mantos de la Meseta Occidental se encuentran separadas, a su vez, por la Falla de Smaala-Oulmes (FSO) (HOEPFFNER *et al.*, 2005; MICHARD *et al.*, 2010) (Fig. 2.1B).

La Zona Central y la Zona de Mantos de la Meseta Occidental presentan una sedimentación diferenciada durante el Paleozoico, especialmente durante el Devónico, cuando se ven afectadas por la fase Eo-Varisca y comienza la inestabilidad tectónica en la zona (HOEPFF-

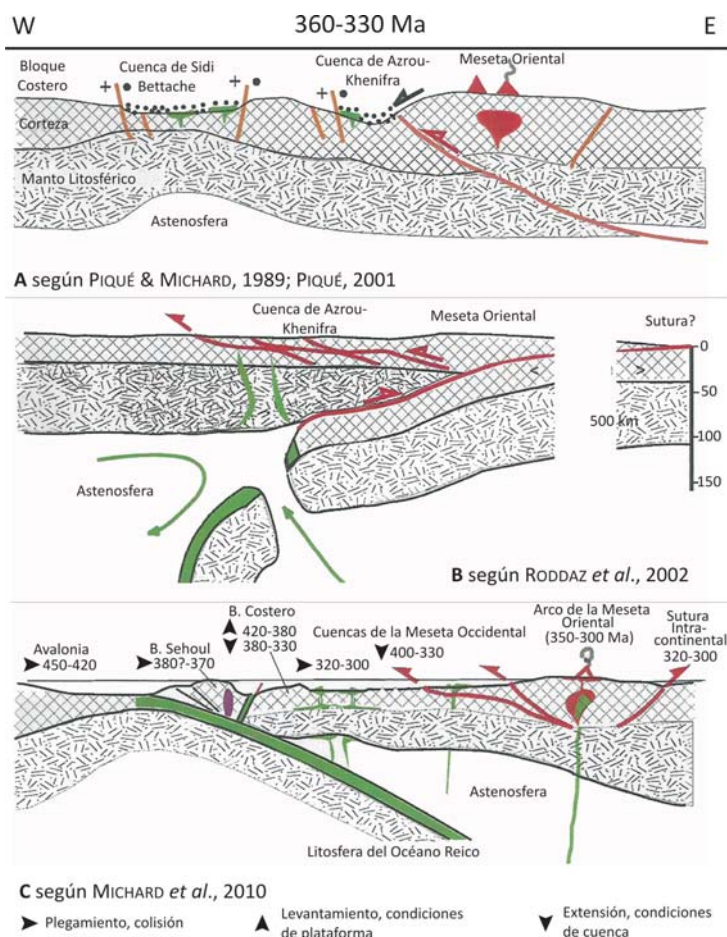


Figura 2.2.- Diferentes interpretaciones en función de la tectónica de placas de la situación tectónica y magmática de la Meseta marroquí (tomado de MICHARD *et al.*, 2010). A) según PIQUÉ & MICHARD (1989). B) según RODDAZ *et al.* (2002). C) según MICHARD *et al.* (2010).

NER *et al.*, 2005). En la Zona Central, el Devónico Inferior se caracteriza por depósitos de siliciclásticos y localmente por facies fluviales y, el Devónico Medio y Superior, por una sedimentación de plataforma marina abierta. En la Zona de Mantos, se llegan a distinguir dos series devónicas, unas facies autóctonas de plataforma y talud y unas facies alóctonas, más hacia el E de esta zona (provenientes de la Meseta Oriental), caracterizadas por secuencias turbidíticas importantes y, a partir del Devónico Medio y Superior, por depósitos de talud similares a los de las facies autóctonas (HOEPFFNER *et al.*, 2005).

La inestabilidad tectónica de finales del Devónico-inicio del Carbonífero (correspondiente a la fase Eo-Varisca) se ve reflejada en la Meseta en el desarrollo de dos importantes cuencas subsidentes, la Cuenca de Sidi Bettache, en la parte central, y la Cuenca de Azrou-Khenifra en la parte oriental (Figs. 2.1B, C). Estas cuencas han sido tradicionalmente consideradas como áreas transtensivas limitadas por fallas transcurrentes de dirección NE-SO o por zonas falladas (ZCMOc, FSO, ZFTB; Fig. 2.1B) e interpretadas como cuencas de pull-apart, dentro de un régimen global compresivo (PIQUÉ, 1979; PIQUÉ & MICHARD, 1989; BOUABDELLI & PIQUÉ, 1996; PIQUÉ, 2001; Fig. 2.2A). En cambio, KHARBOUCH *et al.* (1985) y RODDAZ *et al.* (2002) propusieron que bajo el Dominio de la Meseta se habría desarrollado una zona de subducción con buzamiento hacia el oeste con una sutura hipotética a más de 500 km de distancia, en la Meseta Oriental

(Fig. 2.2B). SIMANCAS *et al.* (2005) y MICHARD *et al.* (2010) señalan que en la zona de la Falla de la Meseta Meridional (FMM), donde debería localizarse esa sutura hipotética, no se han registrado ofiolitas que pudieran indicar su presencia. Por el contrario, SIMANCAS *et al.* (2005) y MICHARD *et al.* (2010) sugieren la existencia de una zona de subducción pero con buzamiento hacia el este y cuyo surco se encontraría en mar abierto respecto de la posición actual de la Meseta (Fig. 2.2C).

La transgresión del Viseense superior se extiende por toda la Meseta con variaciones en espesor y facies. Se pueden distinguir plataformas marinas con depósitos de siliciclásticos y bioconstrucciones, que suelen encontrarse discordantes sobre los materiales del Paleozoico inferior y medio, que se registran tanto en la Zona Central como en la Zona de Mantos, como importantes secuencias de siliciclásticos del Viseense y Namuriense, depositadas en cuencas o depocentros de dirección NE-SO (HOEPFFNER *et al.*, 2005). Para el Viseense superior, la Cuenca de Sidi Bettache continúa activa desde el Macizo Central al de los Jebilet (BEAUCHAMP & IZART, 1987) y la de Azrou-Khenifra se encuentra condicionada por una importante actividad tectónica (Fase Intra-Viseense de la Orogenia Varisca), especialmente en su margen este, donde se depositan “olistostromos” (HOEPFFNER *et al.*, 2005). El relleno final de las cuencas de la Meseta se produce en el Namuriense y Westfaliense inferior, con la emersión

de la plataforma somera, que es cuando la Meseta se vio afectada por la principal fase de la Orogenia Varisca (Fase o Evento del Carbonífero superior) (HOEPFFNER *et al.*, 2005).

b) El Bloque Costero (“Môle Côtier”)

Incluye el anticlinal de Casablanca, las partes occidentales de las cuencas de Rehamna y Jebilet, la Cuenca de Doukkala y la parte occidental del Macizo del Alto Atlas (Figs. 2.1A, B, C) (HOEPFFNER *et al.*, 2005; MICHARD *et al.*, 2008; 2010). La sucesión paleozoica de este bloque se encuentra poco deformada (pliegues abiertos kilométricos de dirección NNE-SSO) por la Orogenia Varisca respecto de la deformación más notoria de la Zona Central (HOEPFFNER *et al.*, 2005; MICHARD *et al.*, 2008; 2010). La presencia de afloramientos de gran extensión de materiales cámbricos implican una erosión notable de la sucesión (MICHARD *et al.*, 2010). El grado de deformación varisca aumenta hacia el E, donde se halla una zona estrecha, intensamente deformada que delimita ambos dominios denominada Zona de Cizalla de la Meseta Occidental (ZCMOc).

c) La Zona de Cizalla de la Meseta Occidental (ZCMOc)

Es una zona estrecha e intensamente deformada que separa el Bloque Costero de la Zona Central (Fig. 2.1B). Esta zona se caracteriza por materiales del Cámbrico y del Ordovícico sobre los que se sitúan, de forma disconforme materiales del Devónico Inferior de facies tipo “Old Red Sandstones”.

La Zona de la Sub-Meseta y la Falla de la Meseta Meridional

Denominada así por MICHARD *et al.* (2010), esta zona no pertenece al Dominio de la Meseta, según los mismos autores. Incluye el centro y la parte sur del Macizo de Tamlelt, la región de Tineghir y el Macizo de Skoura (Fig. 2.1B). Su borde norte viene delimitado por la Falla de la Meseta Meridional (FMM) (Fig. 2.1B), de tipo transpresivo y cuyo nombre es un nuevo término propuesto por MICHARD *et al.* (2010) en sustitución de “Zona de la Falla Transformante del Atlas” que según los autores puede llevar a errores. Su borde sur lo marca el Frente Sud-Atlásico (FSA). En esta zona la deformación varisca incluye movimientos de tipo strike-slip dextrales y emplazamiento de cabalgamientos en dirección sur en el Macizo de Tamlelt y en el área de Tineghir (MICHARD *et al.*, 2010).

2.2.- Evolución orogénica del Varisco marroquí

HOEPFFNER *et al.* (2005) señalan que, PIQUÉ & MICHARD (1989) y PIQUÉ (2001), distinguen hasta 4 grandes eventos tectonoestratigráficos que se pueden diferenciar en este segmento del Macizo Varisco de Ma-

rruecos y Algeria. Tradicionalmente se consideraba que en el Bloque de Sehouly y el Bloque Costero se reflejaba la deformación “Caledoniana”, pero en la actualidad se considera, según MICHARD *et al.* (2010) que la deformación que afecta a estas dos zonas es probablemente Eo-Varisca o también posiblemente Acadiana para el Bloque de Sehouly. Entonces, los episodios tectonoestratigráficos pueden reducirse a tres:

- la deformación Eo-Varisca (372-366 Ma), que se encuentra bien desarrollada en la Meseta Oriental de Marruecos y O de Algeria. Se reconoce también en la Zona de Mantos de la Meseta Occidental (margen E de la Cuenca de Azrou-Khenifra) y posiblemente en el Bloque de Sehouly y Bloque Costero.

- la deformación Intra-Viseense (330-320 Ma), reconocible en la Meseta Oriental (Tazekka, Jerada) y en la Zona de Mantos de la Meseta Occidental.

- el Evento del Carbonífero superior (300-290 Ma), el cual se corresponde con la segunda gran fase de plegamiento en la parte Oriental de Marruecos y NO de Algeria, y con la fase principal de plegamiento en la Meseta Occidental.

HOEPFFNER *et al.* (2005) señalan que las edades isotópicas obtenidas indicarían que el acortamiento regional fue un episodio continuo, extendiéndose hacia el oeste, más que en pulsos tectónicos discontinuos y diferenciados separados por periodos de relajación de estrés y cese de esfuerzos.

MICHARD *et al.* (2008), reconocen algunos eventos más durante la Orogenia Varisca para esta zona e integran varias fases en un mismo evento. Para la fase Eo-Varisca llegan a distinguir dos subeventos, la fase Eo-Varisca 1 (Devónico Superior), en la que destaca la apertura de las cuencas subsidentes de la Meseta Central (Cuenca de Sidi Bettache y de Azrou-Khenifra) y la fase Eo-Varisca 2 (Tournaisiense-Viseense inferior), que se observa en los márgenes de la Cuenca de Sidi Bettache (materiales del Viseense medio-superior disconformes sobre materiales pre-viseenses) o en la parte Oriental de la Cuenca de Azrou-Khenifra (donde materiales del Viseense medio-superior se colocan disconformes sobre materiales del Tournaisiense).

HOEPFFNER *et al.* (2005) destacan que los dominios del N de Marruecos se encuentran más deformados y con un mayor acortamiento que los del S. En los dominios del N de Marruecos HOEPFFNER *et al.* (2005) pudieron distinguir en su evolución:

- las fases previas al Viseense superior, en las cuales la deformación fue homogénea y acompañada por un metamorfismo generalizado y que se caracterizan por pliegues recumbentes con vergencia al O, interpretados como el resultado de un engrosamiento cortical (HOEPFFNER, 1987, PIQUÉ & MICHARD,

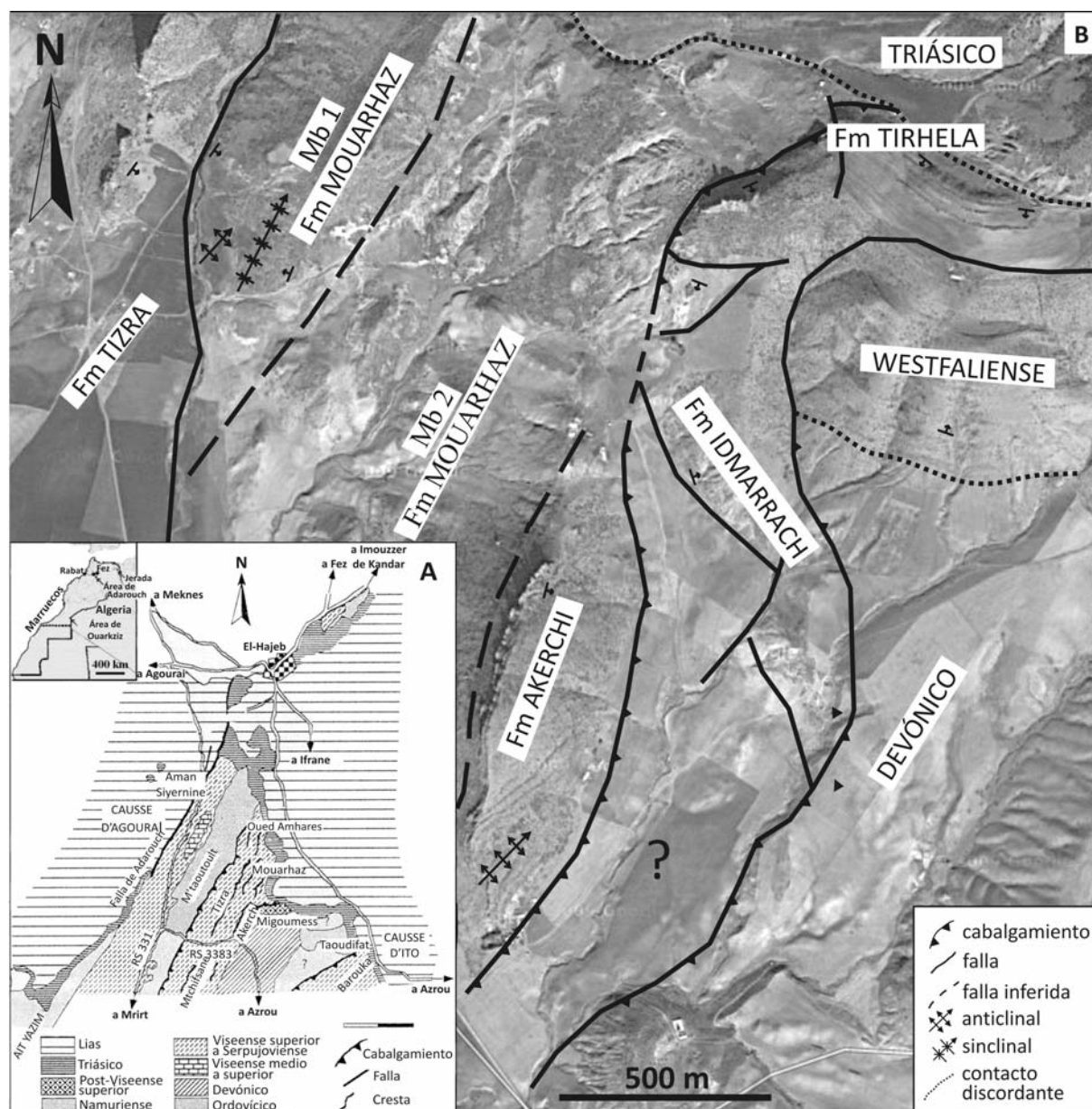


Figura 2.3- A) Situación de la Región de Adarouch en la parte N de la Cuenca de Azrou-Khenifra. B) Mapa fotogeológico de las formaciones carboníferas de la Región de Adarouch estudiadas en el presente trabajo. Ambas figuras modificadas de CÓZAR *et al.* (2011).

1989). Aún así, en algunas zonas, como Midelt, el emplazamiento de granitoides se considera que es debido a un adelgazamiento cortical (DIOT & BOUCHEZ, 1989).

- la deformación del Carbonífero superior, la cual es considerada como heterogénea, especialmente en la Meseta Central y el Bloque Costero. Implica el acortamiento de toda la Meseta. Ésta se concentró especialmente en dominios relativamente estrechos y alargados en los que las principales estructuras que se reconocen son: (i) pliegues estrechos, (ii) esquistosidad incipiente a bien desarrollada, (iii) zonas de cizalla (como las ZCMOc, FMM) y (iv) cabalgamientos con vergencia hacia el O (FSO), que serían indicativas de un régimen transpresivo. Como consecuencia de lo anterior, en los dominios del N las deformaciones

variscas, han definido amplias zonas poco o nada deformadas separadas por zonas de cizalla muy deformadas y con un importante metamorfismo.

En los dominios del sur, como en el Dominio del Anti-Atlas y el Sáhara, los esfuerzos tectónicos de la Orogenia Varisca reactivaron los bloques Precámbricos y fueron responsables del desarrollo de pliegues disarmónicos dentro de las secuencias del Paleozoico. En profundidad, este acortamiento fue acomodado por niveles de despegue. La parte O del Anti-Atlas es la que proporcionalmente se encuentra más deformada, con pliegues y cabalgamientos con vergencias al E y SE mientras que, en su parte central y E, estas mismas estructuras presentan vergencias al S y SO, respectivamente. El grado de deformación y acortamiento variscos disminuyen de forma progresiva hacia el S y SE,



Figura 2.4.- A) Vista aérea de la parte noroeste del N de África y localización de la Cuenca de Tindouf. B) Vista aérea del flanco Norte y Cuenca de Tindouf. Se marca con una estrella las distintas secciones que componen la sección compuesta de Tinguiz Remz así como la sección de Fom Defili localizadas en el flanco norte del sinclinal de Tindouf. Ambas figuras modificadas de CÓZAR *et al.* (2014a).

desapareciendo dentro de la plataforma de Tindouf (poco deformada) que formó parte del Cratón de África Occidental.

2.3.-La región de Adarouch

En general, son diversos los trabajos regionales sobre el Varisco marroquí, pero muy escasos los trabajos en detalle de la Cuenca de Azrou-Khenifra y en concreto de la región de Adarouch. Esta región se localiza a 40 km al S de la ciudad de Meknès, en la parte norte de la Cuenca de Azrou-Khenifra (Zona Central de la Meseta Occidental) (Figs. 2.1B-C; 2.3A). En esta región los materiales del Carbonífero se disponen en bandas de dirección NE-SO y forman parte del basamento Paleozoico sobre el que se encuentran disconformes rocas del Triásico y del Jurásico inferior (Lias) (BERKHLI, 1999; BERKHLI & VACHARD, 2001; BERKHLI *et al.*, 2001; CÓZAR *et al.*, 2008; CÓZAR *et al.*, 2011). Los afloramientos más antiguos del Carbonífero se sitúan al NO de la región, cerca de El Goulib y fueron datados como V2a/b-V3ba (Viseense inferior-parte inferior del Viseense superior) por BERKHLI (1999), BERKHLI & VACHARD (2001) y BERKHLI *et al.* (2001). Éstos se encuentran limitados al oeste por la Falla de Adarouch y al este por las Pizarras de M'taoutoult (Fig. 2.3A). Estas pizarras se consideran de edad Namuriense y se encuentran cabalgadas a su vez, por otra banda de rocas del Carbonífero al SE. BERKHLI (1999), BERKHLI & VACHARD (2001) y BERKHLI *et al.* (2001), dividieron esta

banda en cuatro formaciones que, de más antigua a más moderna son, Formación Oued Amhars, Formación Tizra, Formación Mouarhaz y Formación Akerchi (Fig. 2.3B). Al este de las formaciones anteriores, afloran materiales del Devónico y del Westfaliense donde se reconocen cabalgamientos de nuevos materiales del Carbonífero y en donde BERKHLI & VACHARD (2002), definieron dos nuevas formaciones, la Formación Idmarrah y la Formación Tihela (Fig. 2.3B). BERKHLI (1999), BERKHLI & VACHARD (2001), BERKHLI *et al.* (2001) y BERKHLI & VACHARD (2002) consideraron que estas formaciones se encontraban en continuidad estratigráfica. Posteriormente, CÓZAR *et al.* (2008) y CÓZAR *et al.* (2011) demostraron que estas formaciones contenían, en parte, rocas de la misma edad, lo que confirmaría la hipótesis de VERSET (1983) para quien estas formaciones estarían separadas por cabalgamientos.

Fm Oued Amhars — con 500 m de potencia y subdividida en dos miembros, BERKHLI & VACHARD (2001) y BERKHLI *et al.* (2001) le asignaron una edad de parte inferior del Viseense superior (Asbiense, V3bβ a V3by).

Fm Tizra — su espesor varía de 150 m en los afloramientos del S, a 360 m en los de la zona central y a 250 m en los del N encontrándose, además, reducida en ambos extremos por fallas de desgarre de dirección NO-SE. En la parte central de los Montes de Tizra se registra su mayor potencia, 360 m (260 m de calizas con intercalaciones de pizarras, más cien metros de pizarras verdes y

negras hasta su contacto con la base de la Formación Mouarhaz). Está compuesta por tres miembros, TZ1, TZ2 y TZ3 y según BERKHLI (1999), BERKHLI & VACHARD (2001) y BERKHLI *et al.* (2001) su edad es Viseense superior (Asbiense, V3bγ).

Fm Mouarhaz — BERKHLI & VACHARD (2001) y BERKHLI *et al.* (2001) subdividieron esta formación, de más de 557 m de potencia, en dos miembros, MZ1 (57 m de potencia) y MZ2 (más de 500 m de potencia). La dataron como Viseense superior (Brigantiense, V3c).

Fm Akerchi — dividida también en dos miembros, AK1 y AK2, por los mismos autores, fue datada como parte superior del Viseense superior (Brigantiense superior)-posible Pendleense-Arnsbergiense (E₁-E₂, Namuriense inferior) y presenta una potencia de aproximadamente 96 m.

Fm Idmarrach — se localiza al noreste de la Formación Akerchi y presenta unos 120 m de potencia. BERKHLI & VACHARD (2002) estudiaron únicamente la sección de Idmarrach 1 (21m de potencia), datándola como Serpujoviense.

Fm Tirlhela — aflora al norte de la Fm Idmarrach y presenta aproximadamente unos 90 m de potencia. Fue datada por BERKHLI & VACHARD (2002) como Viseense superior a Serpujoviense (V3c-E₁).

2.4.- La Cuenca de Tindouf

Se trata de un gran sinclinal al sur del dominio del Anti-Atlas constituido por materiales del Devónico Superior-Carbonífero, plegados durante la Orogenia Varisca, que se extiende desde el S de Marruecos al O de Algeria (SOMERVILLE *et al.*, 2013, CÓZAR *et al.*, 2014a, b, c). En el eje del sinclinal la cuenca presenta unos 500 km de longitud (O-E) y unos 300 km de ancho de N a S (Figs. 2.1A; 2.4A, B).

El flanco norte de la cuenca, en el que se localizan las secciones de Assa, Tinguiz Remz y Zag estudiadas en este trabajo (Fig. 2.4B), es un escarpe elevado que constituye la cadena montañosa de Djebel Ouarkiz de dirección O-E y que tiene más de 300 km de longitud. Está formado por depósitos marinos del “Estruniense” (Devónico terminal-Tounaisiense basal) a Namuriense A (Formaciones Betaina y Ouarkiz). La estratigrafía del Carbonífero en la zona se puede resumir en cinco formaciones (CONRAD, 1985):

Formación Areniscas de Tazout — formada por tres unidades de areniscas con escasas pizarras intercaladas. Presenta una potencia aproximada de 400 m. De edad Devónico Superior-Tounaisiense medio.

Formación Betaina — esta formación, de 700 a 1000 m de potencia, se encuentra constituida fundamentalmente, por pizarras con paquetes gruesos de areniscas

intercalados en su parte superior. Se registran varios niveles con braquiópodos y ammonioideos a lo largo de la formación que llevaron a HOLLARD & JACQUEMONT (1956) a datarla como parte superior del Tounaisiense superior en su parte basal a Viseense superior a techo. Las calizas son escasas en el flanco N del Sinclinal de Tindouf, aunque SEBBAR *et al.* (2000) registran varios niveles de calizas y niveles mixtos de siliciclásticos-carbonatos en el flanco S del sinclinal.

Formación Ouarkiz — con aproximadamente 460 m, esta formación presenta un carácter cíclico distintivo, en la que predominan las pizarras y pizarras con margas, entre las que se encuentran intercalados diversos niveles de calizas y dolomías.

El núcleo del sinclinal está compuesto por conglomerados y areniscas continentales conocidas como Capas de Betana de edad Namuriense-Estefaniense, que incluyen dos formaciones:

Formación Reouina — representativa de una sedimentación fluviodeltaica y constituida por 500 m de areniscas, arcillas y pizarras de color rojizo a gris con debris de restos vegetales. Se le atribuye una edad Namuriense (FABRE, 1976).

Formación Merkala — 500-700 m de potencia. Se inicia con areniscas calcáreas sobre las que se encuentran pizarras y areniscas rojas con concreciones carbonatadas provenientes de paleosuelos. Los restos de plantas indican una edad Westfaliense a Estefaniense.

La regresión final que cubrió la plataforma con rocas continentales no es sincrónica para las distintas cuencas del N de África y, según CONRAD (1985) puede ser datada como Serpujoviense en la Cuenca de Taoudenni, Bashkiriense en Tindouf y Moscoviense en las cuencas del centro y del E del Sáhara. CÓZAR *et al.* (2015b) consideran que la regresión en la Cuenca de Taoudenni también es de edad Bashkiriense, al igual que en la Cuenca de Tindouf.

2.5.- Antecedentes regionales

Región de Adarouch

En MORIN (1970) y MICHARD (1976) puede encontrarse una bibliografía completa de los estudios realizados en la Meseta Central desde finales del siglo XIX hasta 1976. BERKHLI (1999) actualiza los trabajos publicados hasta la fecha en su Tesis doctoral y en HOEPFFNER *et al.* (2005) y MICHARD *et al.* (2008), pueden encontrarse citas más modernas y aquellos trabajos más relevantes relacionados con el Varisco marroquí. En este apartado sólo se mencionan aquellas citas bibliográficas más relevantes y las más recientes sobre la Meseta Central, muchas de ellas relacionadas fundamentalmente con la Cuenca de Azrou-Khenifra.

TERMIER (1936) — identifica la existencia de dos fases tectónicas variscas. La primera fase está relacionada con la discordancia del Viseense superior sobre el Devónico y el Silúrico al sur de Ito, de probable edad Tournaisiense, y la segunda, evidenciada en la discordancia del Permo-Trias sobre el Autuniense en la región de Khenifra, posiblemente de edad pérmica. En 1937, en la realización del Mapa Geológico provisional de la parte media del Atlas Medio (escala 1:200.000), ilustra los materiales del Gotlandiense y Viseense en la Región de Adarouch.

CHUBERT (1951) — señala que la transgresión del Viseense superior habría invadido la totalidad del Dominio Atlásico y, probablemente, gran parte de Marruecos. Según el autor, habría provenido de numerosas direcciones.

AGARD *et al.* (1955) — identificaron los cabalgamientos post-viseenses y señalaron la importancia de la discordancia pre-Viseense de Marruecos Central.

ALLARY *et al.* (1976) — estudian la tectónica varisca de la parte oriental de la Meseta Central y reconocen dos eventos tectónicos mayores. El primer evento sería pre-Viseense superior a intra-Devónico y se habría caracterizado por dos fases de plegamiento. El segundo implicaría una tercera fase de plegamiento y habría originado “los mantos de corrimiento de Khenifra y de Ziar-Mrirt” (=Zona de Mantos de MICHARD *et al.*, 2008, 2010). Una cuarta fase habría replegado estos mantos.

VERSET (1983) — data los montículos microbianos de la Formación Tizra como Viseense superior y limita la Formación M'Taoutoult por dos cabalgamientos con vergencia NO.

PIQUÉ & KHARBOUCH (1983) — mediante un análisis multifocal (sedimentológico, petrográfico y geoquímico) de la Meseta noroccidental, demuestran que el Dinantiense fue afectado por una tectónica distensiva que habría originado la Cuenca de Sidi Bettache.

KHARBOUCH *et al.* (1985) — realizan un estudio petrográfico y geoquímico de las lavas del Dinantiense de la Meseta marroquí. Según estos autores, las rocas toleíticas a alcalinas de la Meseta noroccidental son características de una zona distensiva, probablemente una cuenca marginal de retro-arco.

IZART & BEAUCHAMP (1987) — en un mapa paleogeográfico esquematizan los numerosos medios deposicionales reconocidos por ellos para el Viseense en las cuencas de Marruecos Central, los Jebilet y Sidi Bettache. Indican la transgresión Viseense ocurrida desde el NE, los medios marinos y continentales y las zonas de subsidencia.

OUARHACHE (1987) — realiza el Mapa Geológico de la Región de Adarouch (escala 1/50000) y descubre nu-

merosos yacimientos fosilíferos que le permitieron realizar una estratigrafía en detalle de los materiales del Paleozoico de la región y una datación precisa de los eventos tectónicos variscos que afectaron a estos materiales. Al E y SE de esta región reconoce dos mantos con materiales de edades más jóvenes emplazados dentro de esta cuenca viseo-namuriense. El primer manto se encuentra entre las formaciones Mouarhaz al NO y Akerchi al SE, se compone de materiales de edad Devónico Inferior-Medio y Viseense superior y se habría desplazado en el Viseense superior. El segundo manto, de mayor importancia que el anterior, se sitúa entre Jebel Akerchi al NO y Jebel Barouka al SE, presenta materiales del Ordovícico inferior, Devónico y Viseense superior y se habría emplazado durante el Namuriense inferior. Estos mantos provendrían del E y su desplazamiento sería del SE al NO. Posteriormente la tectónica post-Namuriense los fracturó y plegó.

PIQUÉ & MICHARD (1989) — consideran que las cuencas carboníferas de la Meseta Occidental y, en concreto, la Cuenca de Sidi Bettache y su prolongación hacia el S, habrían estado probablemente conectadas con las del E. La contemporaneidad de la sedimentación de estas cuencas individuales del Viseense medio (fundamentalmente turbiditas del Viseense superior) junto con el inicio de las deformaciones variscas del Viseense superior es indicativo para estos autores, de que estas cuencas se habrían originado a partir de la actividad de fallas transcurrentes dentro de un régimen transtensivo. Durante el Namuriense y Westfaliense estas cuencas se habrían ido reduciendo progresivamente.

BOUABDELLI (1989) — define la Cuenca de Azrou-Khenifra y su origen pre-Viseense (Tournaisiense superior) a partir de fallas transcurrentes dextrales (fallas de Smaala-Oulmes y de Tazekka-Bsabis). La sedimentación del Viseense inferior se caracteriza por calizas, brechas y pelitas, mientras que la del Viseense medio (V2b-V3a)-superior, por calizas, turbiditas, conglomerados y olistolitos. Reconoce dos eventos tectónicos; un primer episodio con basculamiento de bloques, posterior al Devónico Superior y anterior al Tournaisiense superior, y un segundo evento representado por las deformaciones intra-viseenses. Dentro de este último el autor distingue dos tipos de deformación; la primera se produce en el margen E de la cuenca (en las Unidades Alóctonas), con pliegues con vergencia al NO o tumbados, cuya dirección varía N-S o N40° y, una segunda deformación responsable de la presencia de slumps, discordancias, resedimentación de olistolitos, emplazamientos de mantos de corrimiento sinsedimentarios y de intrusiones de filones doleríticos en materiales del Viseense.

IZART (1990) — estudia las cuencas devono-carboníferas de la Meseta y considera que esta última habría estado formada por numerosas cuencas que habrían evolucionado de forma individualizada dependiendo de su posición dentro del Orógeno Varisco.

BOUABDELLI & PIQUÉ (1996) — señalan la existencia de 3 eventos de deformación en la Cuenca de Azrou-Khenifra. El primer evento sería post-Devónico y pre-Tournaisiense superior, el segundo, intra-Viseense y pre-Viseense superior-Namuriense superior, y el tercero, post-Namuriense y pre-Pérmico inferior. Según estos autores, la cuenca tiene una evolución polifásica que se traduce en el cambio, siempre en régimen tectónico compresivo, de una cuenca con fallas de desgarre a una cuenca de antepaís (por transformación del juego de la falla del borde oriental, de desgarre dextral, a finales del Devónico que se vuelve inversa en el Carbonífero medio).

BERKHLI (1999) — realiza un estudio sedimentológico y de estratigrafía secuencial de los materiales del Carbonífero del NE de la Meseta Occidental. Reconoce diversas facies en estas series carboníferas (calizas, tempestitas calcáreas/siliciclásticas, argilitas, turbiditas, conglomerados, olistolitos, etc). En cuanto a bioestratigrafía, mediante foraminíferos, algas y pseudoalgas (determinaciones del Dr. Daniel Vachard) data los materiales más antiguos como Viseense medio (V2a) en Agourai, V3bβ (Viseense superior), en la zona este de Adarouch, y V3bγ (Viseense superior) en Imaouzzar de Kandar. Señala la ausencia de Tournaisiense y Viseense inferior en el NE de Marruecos Central y precisa la situación del límite Viseense-Serpujoviense. En el apartado de la estratigrafía secuencial reconoce 3 secuencias deposicionales de 3^{er} orden en el Viseense medio, 10 en el Viseense superior y 5 en el Serpujoviense, definidas por límites de secuencia de tipo I o II. Concluyó que la sedimentación en esta zona habría estado controlada por diversos factores (eustatismo, clima, subsidencia y tectónica). La cuenca de la Meseta Central sería, según el autor, de tipo extensivo y se encuentra asociada a una cuenca de antepaís limitada por fallas de desgarre (al O por la Falla de Smaâla-Oulmès y al E por la Falla de Tazekka-Bsabis). Al oeste estaría bordeada por una zona continental y al E por una zona orogénica. Esta cuenca habría evolucionado dentro de un régimen tectónico distensivo durante todo el Carbonífero inferior y reconoce 3 eventos extensivos importantes. El primero datado como V2a (Viseense medio) sería en el que se habría originado la cuenca, el segundo, se habría producido entre el V3bα y el V3bβ (Asbiense, Viseense superior) durante la transgresión marina que volvió a alcanzar el E de la zona de Adarouch y, el último evento, se habría producido en el V3c (Brigantiense, Viseense superior), posiblemente entre el V3c inferior y el V3c superior. Aunque localmente el régimen tectónico fuera extensivo, el autor comenta la existencia de 3 eventos compresivos que caracterizan al régimen tectónico general. La primera fase de deformación compresiva es posterior al Devónico Superior y previa al Viseense medio, deformando los materiales devónicos y pre-devónicos, correspondiéndose con la fase “bretona” de la Orogenia Varisca. La segunda fase es posterior al Namuriense y habría sido la encargada de plegar los materiales namurienses y pre-namurienses y la responsable del emplazamiento de los mantos (“nappes”). La tercera fase de

deformación es posterior al Westfaliense y habría deformado todos los materiales del Carbonífero y previos al Carbonífero, dando a la región su configuración actual.

BERKHLI *et al.* (2000) — proponen unos modelos sedimentológicos y paleogeográficos para el Viseense medio a superior inicial (V2a-V3a), el Viseense superior (V3bα-V3c inferior) y el intervalo V3c inferior-V3c superior (Viseense terminal) para el NE de la Meseta Occidental. Señalan nuevamente los tres eventos de deformación que afectaron a la Meseta Occidental: el primero en el Viseense medio (V2a) con la apertura de la Cuenca de Azrou-Khenifra a partir de las fallas de desgarre de dirección NE-SO que las limitaban dentro de un régimen extensivo local, el segundo en el Viseense superior (V3bα/ V3bβ) y el último a finales del Viseense superior (V3c). Indican que esta cuenca habría evolucionado en un régimen extensivo durante todo el Carbonífero inferior, invirtiéndose durante el Serpujoviense.

BEN ABBOU *et al.* (2001) — realizan un estudio tectono-sedimentario de la Meseta Occidental y concluyen que pertenecía a un sistema de cuenca de antepaís durante el Viseense superior al Westfaliense inferior. A partir del análisis de los depocentros del Namuriense-Westfaliense, demuestran que este sector pertenecía en esta época a la zona de depósito del techo del prisma que se propagó a mayor distancia que el frente de la cadena del Viseense superior.

BERKHLI & VACHARD (2001) — indican que la serie marina carbonífera de la región de Adarouch se habría acumulado en diversos períodos con características sedimentológicas y bioestratigráficas distintas. En un primer momento (V3bβ-V3bγ) la sedimentación se habría producido en una plataforma carbonatada poco profunda pasando a una sedimentación detrítica (V3c) con depósitos de turbiditas, argilitas, y olistolitos del Devónico y Viseense lo que, según los autores, indicaría una cierta inestabilidad tectónica en la zona. Por último, el Serpujoviense se caracteriza por una sedimentación mixta (detrítico-carbonatada). Mediante foraminíferos, algas y pseudoalgas datan los materiales más antiguos de la región como Viseense superior (V3bβ) y la presencia de materiales del Serpujoviense (E₂).

BERKHLI & VACHARD (2002) — a partir de nuevos análisis de microfacies y bioestratigráficos consideran que la Formación Migoumess no pertenece al Tournaisiense sino al Westfaliense apoyando la atribución de HOLLARD (1967). Definen dos nuevas formaciones en la región de Adarouch, las Formaciones Tihela e Idmarrach. Datan la Formación Tihela como Viseense superior-Serpujoviense y la consideran como el equivalente lateral de la Formación Akerchi. Consideran que el cabalgamiento donde se reconoce la Formación Idmarrach presenta unos materiales de edad Serpujoviense similares a los de Tihela y Akerchi, y que por lo tanto, se habría emplazado posteriormente al Serpujoviense.

SAID (2005) — realiza un estudio de los corales rugosos del Misisípico de los sectores de Adarouch y Agourai (NE de la Meseta Central). Determina y describe 53 especies de corales rugosos pertenecientes a 21 géneros e incluidas en 4 familias (Cyathópsidos, Aulophyllidos, Lithostrotiónidos y Axophyllidos). A partir de las asociaciones de corales reconocidas, data los niveles de Agourai con corales como Asbiense-Brigantiense, al miembro TZ2 y al miembro TZ3 de la Formación Tizra como Asbiense o Brigantiense y Brigantiense, respectivamente, a la Formación Akerchi como Brigantiense superior y a la Formación Idmarrach como Brigantiense con un posible Serpujoviense a techo. En el aspecto paleocológico distingue diversos medios a partir de las distintas asociaciones de corales rugosos. En Agourai se habría desarrollado una rampa con importantes removilizaciones (corrientes de turbidez y tempestitas). La Formación Tizra se caracterizaría por ser una rampa con desarrollo de montículos microbianos, con eventos de removilización y zonas someras con parches arrecifales. Para esta formación distingue tres tipos de asociaciones, las alóctonas, compuestas por corales solitarios de gran tamaño y colonias fragmentadas en “debris-flows” y en capas bioclásticas, las autóctonas, con corales sin disepimientos asociados a los flancos de los montículos microbianos y, por último, las autóctonas localizadas sobre los propios montículos, de grandes dimensiones que forman biostromos. En la Formación Akerchi la asociación de corales se desarrolló cerca de barras oolíticas que la protegerían del oleaje, permitiendo la proliferación de una gran cantidad de especies. Por último, la Formación Idmarrach constituiría una plataforma somera influenciada periódicamente por tormentas y en ella los corales suelen encontrarse asociados a niveles de gigantoprodúctidos, los cuales permitían a los corales fijarse sobre ellos. Paleobiogeográficamente, indica que las asociaciones estudiadas presentan un alto nivel de relación para el Viseense superior con las de otras áreas geográficas del Norte de África y de Europa Occidental, como son Polonia, Islas Británicas, Bélgica, Macizo Armórico, Sierra Morena y Sáhara, pero especialmente con las dos últimas debido, fundamentalmente, al alto grado de cosmopolitismo y al bajo grado de endemismo.

CÓZAR *et al.* (2008a) — estudian nuevas secciones y remuestran las estudiadas por BERKHLI (1999), BERKHLI & VACHARD (2001) y BERKHLI *et al.* (2001) de las formaciones Tizra, Mouarhaz y Akerchi, en la región de Adarouch, y realizan una datación más precisa de éstas mediante foraminíferos y algas calcáreas. Asignan la parte inferior de la Fm Tizra al Asbiense tardío (Subzona de foraminíferos Cf6γ superior, Misisípico superior), su parte superior al Brigantiense inferior (Subzona Cf6δ inferior, Misisípico superior) y los niveles de techo al Brigantiense superior (Subzona Cf6δ superior, Misisípico superior). La parte inferior de la Fm Mouarhaz, también es de edad Brigantiense superior (Subzona Cf6δ superior). La Fm Akerchi abarca desde el Brigantiense terminal (parte más alta de la Subzona Cf6δ su-

perior) hasta el Serpujoviense (E₁-E₂). Reposicionan la base del Serpujoviense respecto a trabajos previos en la Fm Akerchi. Comparan las distribuciones bioestratigráficas de las asociaciones de foraminíferos registradas y, especialmente, de aquellos taxones que pueden ser marcadores bioestratigráficos potenciales, con las de otras cuencas ya estudiadas como las del norte de Inglaterra (Región de los Pennines), de otras regiones de Marruecos, la cuenca del Donets (Ucrania) y Rusia.

SAID *et al.* (2010) — estudian una asociación de corales presente a techo del Miembro AK1 de la Formación Akerchi en la región de Adarouch e interpretan los parámetros ecológicos que condicionaron la evolución del biostromo. Los corales rugosos masivos y los braquiópodos gigantoprodúctidos se habrían fijado a la barra oolítica infrayacente y éstos habrían servido como sustrato duro para la fijación de los corales fasciculados, que son dominantes en el biostromo. Interpretan el medio sedimentario como de condiciones marinas normales y energético, por encontrar ramas de corales rotas, pero no lo suficiente como para destruir las colonias. La energía no sería constante por la abundante micrita y por la falta de selección de las partículas.

SAID *et al.* (2011) — realizan un estudio de las implicaciones ambientales de las asociaciones de corales de la Formación Tizra (región de Adarouch). La sedimentación de esta formación se produce en una plataforma /rampa carbonatada compleja con desarrollo de montículos microbianos. Describen 6 asociaciones de corales, interpretan los parámetros ambientales que pueden inferirse a partir de éstas y los sedimentos y biotas asociados a ellas y las comparan con otras ya estudiadas en el Paleotethys Occidental. Reconocen 3 asociaciones de corales para autóctonas a alóctonas y otras 3 autóctonas, las cuales presentan una mayor diversidad en las asociaciones de aguas someras y una menor diversidad en las de aguas profundas que respecto a otras ya estudiadas del N de Europa, y cuyas diferencias con las asociaciones de corales de estas últimas, consideran que son debidas a aspectos paleobiogeográficos, ya sea por la presencia de barreras geográficas o por diferencias latitudinales con la región de Europa Occidental.

CÓZAR *et al.* (2011) — analizan el potencial de determinados taxones de foraminíferos como marcadores bioestratigráficos de los límites Viseense-Serpujoviense y Serpujoviense-Bashkiriense (Misisípico-Pensilvánico), reconocidos en las formaciones Akerchi, Idmarrach y Tihela, en la región de Adarouch. A nivel regional, el límite Viseense-Serpujoviense (Misisípico) puede reconocerse por la asociación de *Insolentithea horrida*, *Loeblichia ukrainica*, “*Millerella*” spp. y *Endostaffella*? sp. 2, mientras que a nivel mundial, la correlación para el mismo nivel puede establecerse mediante la presencia de *Eostaffella* spp., *Eostaffella pseudostruvei* y algunas especies más evolucionadas de *Archaeodiscus*. De forma similar, el límite del Serpujoviense inferior-Serpujoviense superior (Pendleense-

Arnsbergiense, Misisípico) viene marcado localmente por los taxones *Brenckleina rugosa*, *Eosigmoilina robertsoni* y *Monotaxinoides* spp. y, globalmente, por *Loeblichia minima*, *Bradyina cribrostomata*, *Plectostaffella* spp., *Eostaffellina* “*protvae*” y “*Turrispiroides*”. Por último, *Globivalvulina bulloides* puede emplearse para determinar el límite Serpujoviense-Bashkiriense a nivel local y, *Seminovella elegantula* y *Novella?*, a nivel mundial (Misisípico-Pensilvánico). La primera presencia de los taxones de conodontos *Gnathodus bollandensis* y *Declinognathodus inaequalis* en las secciones de Idmarrach 1 e Idmarrach 2 permite atribuir esos materiales al Serpujoviense superior (E₂, Misisípico) y al Bashkiriense (H, Pensilvánico), respectivamente. Las biozonas de foraminíferos y conodontos permiten una correlación bioestratigráfica precisa de las formaciones Mouarhaz, Akerchi, Idmarrach y Tirlhela.

NEQQAZI *et al.* (2014) — estudian el Índice de Alteración del Color de los conodontos (CAI) obtenidos en materiales del Viseense inferior y superior de la Cuenca de Azrou-Khenifra. Obtienen valores de CAI que oscilan entre 2,5 y 4,5 indicando paleotemperaturas entre 90-250°C. Consideran que el grado de madurez térmica observado en la actualidad de estos materiales es debido al enterramiento y al emplazamiento gravitacional de mantos (“nappes”) provenientes de la Meseta Oriental que fueron desplazados hacia el oeste durante el evento Viseense de la Orogenia Varisca. Indican, además, que el incremento del valor del CAI hacia el este implica una transición gradual de condiciones de diagénesis a metamorfismo de bajo grado en la misma dirección.

Cuenca de Tindouf

Aunque esta cuenca ya llamó la atención de muchos geólogos a finales del s. XIX, no fue hasta los años 20 del s. XX que empiezan a producirse los primeros trabajos en la cuenca. En MAMET *et al.* (1966) puede encontrarse un inventario detallado de estas primeras investigaciones. Por su parte, MAMET *et al.* (1966) estudian los foraminíferos del Carbonífero de dos secciones del flanco norte del sinclinal de Tinguiz Remz, y analizan detalladamente las asociaciones del límite Viseense-Namuriense, reconociendo este límite mediante foraminíferos.

CONRAD & LEGRAND BLAIN (1971) — describen una nueva especie de braquiópodo *Titanaria africana* LEGRAND-BLAIN. Mencionan que se registra de forma abundante en un único nivel, generalmente lumaquélico, a techo del Namuriense A y que se encuentra presente en las cuencas de Béchar, Tindouf, Regann y Ahnet. Este nivel les permite correlacionar y considerar contemporáneos los eventos regresivos de estas cuencas y, a su vez, la secuencia regresiva del miembro inferior de la Formación Tagnana con la regresión generalizada que afectó al borde septentrional de la Plataforma Sahariana.

CONRAD (1972a) — atribuye a finales del Namuriense A (“Serpujoviense superior”, zona de ammonoi-

deos H; esta biozona es actualmente considerada en casi su totalidad como Bashkiriense) el momento en que se produce la regresión carbonífera del borde N de la Cuenca de Tindouf gracias a la presencia del braquiópodo *Titanaria africana* LEGRAND-BLAIN en la parte superior de la Formación Ouarkiz en la sección de Foum Defili. Precisa que el paso de la sedimentación marina namuriense de la Fm Ouarkiz a la sedimentación continental de la Fm Betana se encuentra caracterizado por un episodio de alteración continental y de erosión.

CONRAD (1972b) — considera que la regresión general del Namuriense A que se registra en el borde N de la Cuenca de Tindouf, es un fenómeno simultáneo en gran parte de las cuencas saharianas. Señala que coincide en la parte N de la Plataforma Sahariana con un evento regresivo momentáneo, relacionado con un período de inestabilidad tectónica durante la zona de ammonioideos H.

LEGRAND-BLAIN (1973) — considera que la primera presencia de los braquiópodos gigantoprodúctidos en el Sáhara argelino se registra en la zona V3b-c, mucho más tarde que en Europa y Rusia. Describe 8 especies de gigantoprodúctidos del Viseense del Sáhara y observa que excepto una de ellas, el resto difiere marcadamente de las de Europa septentrional y la antigua U.R.S.S.

CAVAROC *et al.* (1976) — indican que sobre la sucesión marina que caracteriza el Silúrico, Devónico y gran parte del Carbonífero inferior de la Cuenca de Tindouf, se registran materiales siliciclásticos continentales, interpretados como un complejo fluvio-deltaico progradante hacia el sureste. Señalan que la sedimentación del Carbonífero superior fue el resultado del levantamiento y erosión del Anti-Atlas, resultando en el plegamiento de materiales más antiguos y en metamorfismo de bajo grado. Señalan que, por lo menos para el Viseense-Namuriense, hay evidencias de que el Anti-Atlas se encontraba tectónicamente activo y que comenzaba a levantarse. Estos autores consideran que las estructuras de Reguibat y Ougarta eran tectónicamente inactivas y se encontraban parcialmente sumergidas durante este período, por lo que el principal causante del aporte de siliciclásticos en la cuenca era el Anti-Atlas.

LYS (1979) — describe las asociaciones de foraminíferos en Foum Defili, que es la sección tipo de la Fm Ouarkiz en el oeste de Algeria, en la parte este de la cadena montañosa de Djebel Ouarkiz. En esta sección establece un Miembro Ouarkiz Inferior, datado como Cf6γ=V3bγ (Viseense superior) a E₂ inferior), un Miembro Ouarkiz Medio, también datado como E₂ y un Miembro Ouarkiz Superior, integrado por los niveles carbonatados de techo, considerados por el autor como de transición a la Zona de ammonioideos H del Namuriense (Bashkiriense en la actualidad).

CONRAD (1985) — realiza un resumen y una breve descripción de las formaciones carboníferas de la Cuenca de Tindouf (i.e. Fm Areniscas de Tazout, Fm

Betaina, Fm Ouarkiz y capas de Betana). Esta autora utilizó las dataciones bioestratigráficas de LYS (1979) en esta cuenca, pero consideró que el biostromo de corales del techo como los niveles con *Titanaria africana* como parte de la Zona H de ammonioideos (“Serpujoviense”). Señala que la regresión final que implica el inicio de una sedimentación continental en la Plataforma Sahariana no es sincrónica, ya que en la Cuenca de Taoudenni se asigna a la Zona de ammonioideos E₂ (Serpujoviense), en la Cuenca de Tindouf a la Zona H (“Serpujoviense”) y Moscoviense para las cuencas más orientales, las de Béchar y Reggan.

WEYANT (1985) — señala la escasez de conodontos en el margen N del sinclinal, pero no menciona los afloramientos estudiados. En el miembro inferior de la Fm Ouarkiz sólo se registran *Gnathodus pseudosemiglaber* THOMPSON & FELLOWS, *Mestognathus beckmanni* BISCOFF y *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY) y *Cavusgnathus navicula* (HINDE) en el miembro superior.

SEMENOFF-TIAN-CHANSKY (1985) — menciona las diferentes asociaciones de corales registradas en la Cuenca de Tindouf. En la Formación Betaina describe una “fauna de *Cyathaxonia*” en el área de Zemoul próxima al límite Tournaisiense-Viseense. En el miembro inferior de la Fm Ouarkiz reconoce en su parte basal una fauna de clisiofilidos junto con lithostrotionidos cerioides con abundantes *Lithostrotion vorticale* y a techo de este miembro señala la presencia de *Lonsdaleia duplicata*. Esta fauna es similar, según el autor, a las faunas del Asbiense y Brigantiense de las Islas Británicas y a las del V3b de Dinant. Por último, en el miembro superior de la Fm Ouarkiz, por debajo de nivel con el braquiópodo *Titanaria africana*, marcador bioestratigráfico del Serpujoviense superior/Namuriense A?, indica la presencia de un biostromo con una asociación variada/mixta de corales compuesta fundamentalmente por especímenes de pequeño tamaño de *Siphonodendron*, que refiere como *Siphonodendron* sp. A. Este biostromo también se encuentra en el mismo nivel en las cuencas de Reggan y Ahnet.

LEGRAND-BLAIN (1987) — estudia los braquiópodos del Sáhara argelino y su diversificación en el Namuriense con 9 especies pertenecientes a 4 géneros y menciona el valor bioestratigráfico de alguno de ellos, como por ejemplo el braquiópodo *Titanaria africana* LEGRAND-BLAIN. Considera que la extinción de los braquiópodos gigantoproducidos en el Sáhara septentrional precede la primera presencia del conodonto *Declinognathodus noduliferus*, que caracteriza la base de la zona de ammonioideos H y del Pensilvánico.

SEBBAR (2000) — en su Tesis de Licenciatura realiza un estudio bioestratigráfico y paleogeográfico a partir de los foraminíferos y algas calcáreas y analiza su relación con las microfacies reconocidas en las cuencas de Béchar, Reggan y Tindouf, en la parte noroeste del Sáhara de Algeria. Reconoce 150 géneros y señala que los

grupos más abundantes dentro de los foraminíferos son los endothyridos, paleotextuláridos, bradynidos y, dentro de las algas, rhodophyceas (stacheínidos y undgarelláceas) y chlorophyceas (paleosiphonocladales). La presencia de diversas especies índice de foraminíferos permitió la elaboración de un esquema bioestratigráfico compuesto por la sucesión de 13 biozonas de foraminíferos (zonas 12 a 23) definidas por MAMET (1974) que se correlacionan con las propuestas por LYS (1986) para la Plataforma Sahariana de Algeria y con las de CONIL *et al.* (1990) definidas respectivamente para el Paleotethys occidental, las cuencas saharianas y la cuenca franco-belga. El análisis litoestratigráfico de los afloramientos como de sondeos de las tres cuencas le permitió reconocer hasta 16 tipos distintos de microfacies (MCFS1 a MCFS16) y su sucesión desde medios marinos abiertos a medios continentales se corresponden con la secuencia estándar de la serie carbonífera de la parte noroeste de la plataforma del Sáhara argelino. El encañamiento vertical de estas microfacies se inscribe dentro de una rampa homoclinal mixta, siliciclástica-carbonatada, con bioconstrucciones aisladas e influenciada por eventos de tormentas. En la cuenca de Tindouf, la autora estudió la sección de Foug Defili, en el flanco norte del sinclinal y 5 secciones y un sondeo en el flanco sur del sinclinal, del que existían menos trabajos e información. A partir del análisis de los foraminíferos presentes en muestras obtenidas mediante sondeos o conocidos de la bibliografía previa, reconoció las asociaciones del Viseense y Serpujoviense. El registro progresivo de facies carbonatadas en la Formación Ouarkiz favoreció una mayor diversidad y abundancia de la microfauna de edad Viseense superior, de acuerdo a los trabajos de LYS (1979, 1986). Reconoce las zonas de foraminíferos 15, 16 inferior y 16 superior que se correlacionan con la zona Cf6 de CONIL *en* CONIL *et al.* (1990). En el Serpujoviense, se registran las zonas 17, 18 y 19 que se correlacionan con la zona Cf7 de CONIL *et al.* (1990). La autora indica que el límite Viseense-Serpujoviense no se puede definir en el flanco sur del sinclinal de Tindouf debido al tipo de sedimentación areniscas y margas, y a la existencia de un muestreo incompleto en la colección estudiada por la autora. A partir del estudio de microfacies en esta cuenca, distingue en la parte baja de la sucesión medios de rampa externa ubicados en el límite de la zona de acción de tormentas, seguido de medios de rampa media comprendida entre la zona de acción del oleaje y de tormentas. La aparición de algas rojas la sitúa en la zona disfótica y, a techo de la sucesión medios de rampa interna, localizados dentro de la zona de acción del oleaje, incluyendo de base a techo de esta zona, medios de bancos de algas, de shoreface y de marismas marítimas a facies supramareales poco profundas. La presencia de algas verdes sitúa esta última zona dentro de la zona eufótica. Por último, indica que el evento regresivo datado como Namuriense A (zona H) reconocido por CONRAD (1972a) y registrado en la parte superior de la Fm Ouarkiz en la sección de Foug Defili se encontraría relacionado con el levantamiento de los Montes de Ougarta y del Anti-Atlas, por

lo que las cuencas de Tindouf y Taoudenni del Sáhara occidental, a partir del límite Serpujoviense-Bashkiriense quedan aisladas del resto de cuencas saharianas, donde la regresión se produjo más tardíamente y por etapas a lo largo del Moscoviense.

SEBBAR *et al.* (2000) — a partir de cuatro secciones estratigráficas y un sondeo en el flanco sur del sinclinal de la Cuenca de Tindouf realizan un estudio sedimentológico que les permite distinguir 12 microfacies en la sucesión carbonífera de esta cuenca. Estas microfacies varían desde medios marinos situados por debajo del nivel del oleaje a medios supramareales con influencia continental. El modelo que proponen para la cuenca es el de una rampa homoclinal con sedimentación mixta, de margas, areniscas y calizas interrumpida por numerosos depósitos de tempestitas. Señalan la presencia de varios ciclos sedimentarios en el Viseense superior. En cuanto a foraminíferos y algas, indican que las abundantes asociaciones del Viseense superior decrecen en el Serpujoviense para extinguirse en el Bashkiriense, lo que para los autores es el reflejo de la evolución de la rampa homoclinal a una cuenca parállica. La escala bioestratigráfica que proponen es la misma del trabajo de SEBBAR (2000).

VILLENUEVE (2005) — considera que la evolución de las cuencas paleozoicas del oeste de África depende estrechamente de los diferentes cinturones montañosos que rodeaban el Cratón del África Occidental. Este mismo autor distingue la evolución de la Cuenca de Taoudenni, localizada en el centro del cratón respecto de las cuencas situadas en los márgenes del mismo (Tindouf entre ellas). Señala que la disconformidad erosiva relacionada con la glaciación del Ordovícico Superior puede reconocerse a ambos lados del Sinclinal de Tindouf y menciona que a lo largo de la evolución geológica de esta cuenca las transgresiones marinas se produjeron desde distintas direcciones.

SOMERVILLE *et al.* (2013) — estudian las asociaciones faunísticas de la sección compuesta de Tinguiz Remz en el flanco norte del sinclinal que constituye la Cuenca de Tindouf. Mediante foraminíferos datan la sucesión como Asbiense superior-Bashkiriense inferior. Encuentran las asociaciones de foraminíferos y corales rugosos muy abundantes y diversas, y las comparan con otras cuencas del Paleotethys occidental, observando una relación paleobiogeográfica compleja entre ellas. Aunque predominan los taxones de foraminíferos cosmopolitas del Paleotethys, señalan la influencia de cuencas del NO de Europa como Irlanda y Reino Unido. Algunos taxones se registran tanto en la Cuenca de Tindouf como en las del NO de Europa, sin encontrarse presentes en otras cuencas de áreas intermedias a las anteriores. Existe una contribución directa del SO de España, aunque algunos taxones están ausentes en la Meseta Central, en el norte y centro de Marruecos, y considerada como el nexo entre Europa y el norte de África. La complejidad aumenta, según los autores, al

considerar las asociaciones de foraminíferos de las cuencas saharianas de Algeria. Al analizar los datos proponen que este sector del Paleotethys puede ser dividido en cuatro subprovincias paleobiogeográficas: la Subprovincia Atlántica (Reino Unido, Irlanda, norte de Francia, Bélgica), la Subprovincia Mediterránea (Pirineos, Montaña Negra, Cordillera Bética, Rif, Islas Baleares), la Subprovincia Sahariana (Béchar, Regann, Ahnet-Mouydir y Tindouf), y entre ellas existirían áreas con asociaciones mixtas de faunas (Meseta Central, SO de España) que constituirían una cuarta subprovincia, la Subprovincia peri-Gondwánica occidental. Concluyen, además, que la Meseta Central de Marruecos no se emplazó en su posición actual durante el Misisípico, aunque se desconoce el momento final de su emplazamiento. Presenta unas asociaciones lo suficientemente distintivas respecto de las cuencas del Paleotethys, al norte, y del resto de las cuencas saharianas, al sur. Sugieren además, que la distancia entre las plataformas de Laurasia (p. ej. Inglaterra) y Gondwana (p. ej. Tindouf) podría haberse visto reducida en el Pensilvánico, y/o que la posición de la Subprovincia Atlántica podría localizarse al norte del paleoccuador. Por último, enfatizan la mayor extensión de los rangos estratigráficos de algunos taxones de foraminíferos y corales, lo que favorece la mayor persistencia en el tiempo de la plataforma de Tindouf en un clima tropical, expuesta a transgresiones periódicas que introducían nuevas asociaciones, y cuya fauna era controlada fundamentalmente por las corrientes oceánicas.

RODRÍGUEZ *et al.* (2013a) — estudian las asociaciones de corales rugosos presentes en la sección de Tinguiz Remz. El análisis bioestratigráfico de este trabajo, basado en foraminíferos, indica que la asociación más antigua es de edad Asbiense, y datan la más moderna como Serpujoviense. El patrón de primera presencia de algunos taxones de corales rugosos no es similar al de otras cuencas del norte de Marruecos, ya que algunos géneros cuya primera presencia se registra en el Asbiense y Brigantiense inferior del N de Marruecos y Europa, en la Formación Ouarkiz es en el Brigantiense superior o Serpujoviense. Señalan que el género *Kizilia*, que presenta un escaso registro en el Viseense superior de las cuencas del N de Marruecos es muy abundante en la Fm Ouarkiz. *Lonsdaleia*, por ejemplo, se encuentra presente en el Serpujoviense de esta formación, mientras que se encuentra ausente en las cuencas del N de Marruecos para la misma edad, excepto como elemento transportado en los conglomerados serpujovienses. De igual forma, *Actinocyathus* que se registra en el Serpujoviense de la Cuenca de Tindouf no lo hace al N del Anti-Atlas. Estos autores sugieren que una posible ruta de migración para los corales hacia la Cuenca de Tindouf podría ser desde el NE vía la Cuenca de Béchar en Algeria, de manera similar a la propuesta para foraminíferos y algas calcáreas.

RODRÍGUEZ *et al.* (2013b) — documentan una asociación de corales rugosos con taxones misisípicos en el biostromo del techo de la Fm Ouarkiz en las proxi-

midades de la sección de Tinguiz Remz, que fue datada mediante foraminíferos y conodontos como Bashkiriense inferior. Los autores señalan que este hecho indicaría que las plataformas saharianas (del N de Gondwana) habrían actuado como un refugio paleoecológico para las asociaciones de corales durante el evento de extinción del Serpujoviense superior y que la persistencia de faunas misisípicas en el Pensilvánico se debería a una combinación de dos factores, fundamentalmente, la persistencia de aguas cálidas y de la existencia de una estabilidad tectónica.

CÓZAR *et al.* (2014a) — estudian varias secciones cerca de Tinguiz Remz, en el flanco norte del sinclinal de Tindouf y analizan las asociaciones de foraminíferos y conodontos presentes en los distintos niveles carbonatados de las formaciones Betaina y Ouarkiz. Describen estos niveles y establecen una edad para éstos de Asbiense tardío/superior (Viseense superior) a Krasnopolyaniense (Bashkiriense inferior). Mientras que los elementos conodontales son muy escasos y presentan poca diversidad por tratarse de unas facies someras, las asociaciones de foraminíferos son mucho más abundantes y diversas que las reconocidas en estudios previos en la región como en el Paleotethys Occidental. Dentro de los taxones de conodontos registrados, destaca a techo de la sección la presencia de *Idiognathoides sulcatus sulcatus*? HIGGINS & BOUCKAERT, que es indicativo del Bashkiriense inferior y confirma la misma edad determinada mediante foraminíferos.

CÓZAR *et al.* (2014b) — registran mayores rangos estratigráficos para algunos taxones de foraminíferos y corales en la Cuenca de Tindouf que en otras cuencas del Paleotethys occidental. A partir de éstos, documentan que la Cuenca de Tindouf actuó como un refugio ecológico para el Serpujoviense y el Bashkiriense inferior (subpisos regionales del esquema unificado de la Plataforma Rusa, Voznesseniense a Krasnopolyaniense), lo que permitió que varias especies y géneros de diversos grupos fósiles superaran los límites Viseense/Serpujoviense y Serpujoviense/Bashkiriense). Este efecto no se observa de forma lo suficientemente significativa en algunos grupos como algas calcáreas. Algospongia, Problemática y conodontos. Los rangos de muchos taxones de foraminíferos en el Viseense se extienden hasta el Serpujoviense, produciéndose un aumento de la diversidad, por lo que no siguen ninguna de las tendencias globales reconocidas. En cambio, para el Serpujoviense superior y Bashkiriense inferior, los foraminíferos presentan una tendencia más parecida en cuanto a especies extintas, primera presencia y distribución que las reconocidas a nivel mundial. Ambos casos, pueden deberse a la “Extinción masiva del Serpujoviense” que coincide con el inicio del Evento de Glaciación del Paleozoico Superior, que pudo ejercer un control sobre la distribución de las faunas. Realizan una comparativa de las distribuciones bioestratigráficas de los mismos grupos fósiles de otras cuencas del Sahara, observando que este efecto de refugio era más marcado en el sector oeste de

la plataforma epicontinental del Sáhara, especialmente en las cuencas de Tindouf, Béchar, Reggan y probablemente, Taoudenni y Ahnet. Consideran que la tectónica compleja del área, con tres áreas emergidas (Montañas de Ougarta, Montañas del Anti-Atlas y el Escudo de Reguibat), es el factor principal que controla la morfología de las cuencas, parcialmente aisladas, en la zona occidental del Sáhara, y con condiciones más estables que permitieron rangos estratigráficos más extendidos en el tiempo respecto de las cuencas orientales del Sáhara. Estos autores señalan, además, que la presencia de corrientes oceánicas pudo ser otro de los factores que controlasen la distribución de las faunas. Una de ellas provendría del N o NO, donde el Océano Reico se estaba cerrando y sería la responsable de la presencia, hasta el Serpujoviense de taxones exóticos de Laurasia. Otra posible corriente se desplazaría de oeste a este, hacia el Paleotethys y se localizaría paralela a la costa. Está última presenta una mayor influencia del Paleotethys por lo que las asociaciones faunísticas son más acordes a los taxones de este último y podría haber controlado las distribuciones de los distintos taxones, de forma que produjese que los rangos estratigráficos más extendidos se encuentren en cuencas occidentales del Sáhara que en las cuencas orientales.

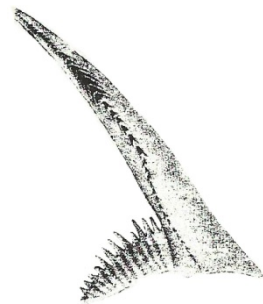
CÓZAR *et al.* (2014c) — En la sección de Tinguiz Remz, flanco Norte del Sinclinal de Tindouf, reconocen y describen 5 litofacies de pizarras, 2 de areniscas y 9 de carbonatos. Identifican un patrón cíclico de sedimentación en la sucesión la cual registra un evento regresivo mayor. Los siliciclásticos de plataforma externa de la parte inferior de la sucesión, de edad Tournaisiense a Viseense, pasan a secuencias mixtas de siliciclásticos y carbonatos en una plataforma interna en la parte media de la sucesión (Viseense superior-Serpujoviense) y a areniscas continentales de edad Bashkiriense a techo de la sucesión. Los autores no encuentran similitudes al correlacionar la sucesión de Tinguiz Remz con la estudiada previamente por SEBBAR (2000) y SEBBAR *et al.* (2000) en el flanco sur del sinclinal, por lo que sugieren que la sedimentación fue sintectónica. Señalan además, que la sucesión del Tournaisiense superior al Bashkiriense registra el levantamiento incipiente del Anti-Atlas, el cual habría producido cambios en la paleogeografía y, por tanto, en las condiciones paleoecológicas y en los medios sedimentarios. Sugieren que desde el Serpujoviense en adelante, gran parte del Anti-Atlas ya se encontraría emergido, produciendo como consecuencia, condiciones subaéreas, mientras que en el Viseense superior, sólo unos pocos “inliers” proterozoicos se encontrarían emergidos.

CÓZAR *et al.* (2015b) — revisaron las sucesiones estratigráficas de diversas cuencas de la Plataforma Sahariana y, a partir de datos bioestratigráficos basados fundamentalmente en la distribución de foraminíferos, aunque también de ammonioideos y conodontos, realizaron una nueva propuesta de ubicación de los límites del Viseense superior, Serpujoviense inferior y superior

y Bashkiriense, que difiere de la ubicación tradicional de estos límites por diversos autores para las cuencas de Tindouf, Tafilalt, Béchar, Reggan, Ahnet e Illizi. Este último límite también implicaría el límite Misisípico-Pensilvánico. A partir de estos datos pudieron reconocer dos eventos tectonoestratigráficos bien definidos en toda la Plataforma Sahariana, uno en el Viseense superior y

otro en el Serpujoviense superior (en las cuencas occidentales)-Bashkiriense (en las cuencas orientales). Estos autores señalan que ambos eventos tectónicos son más modernos hacia el este y consideran que son comparables con la fase de deformación Intra-Viseense del Bloque de la Meseta y del Anti-Atlas, y la fase principal de la Orogenia Varisca, respectivamente.

3.- ESTRATIGRAFÍA



Prioniodus tulensis PANDER (1856,
p. 30, Tab. 2A, fig. 1)

3. ESTRATIGRAFÍA

En el presente trabajo se han estudiado las asociaciones de conodontos obtenidas de materiales carboníferos de dos cuencas distintas de Marruecos. La primera de ellas proviene de la región de Adarouch en la Cuenca de Azrou-Khenifra, en la Meseta Central de Marruecos, cuenca que se localiza, como se ha mencionado en el apartado de Contexto Geológico, al N del Frente Sud-Atlásico (“South Atlas Front”), en el dominio Atlásico de la Meseta (Figs. 2.1A, B, C; 2.3A, B). La segunda asociación se ha obtenido en la Cuenca de Tindouf, situada al S de la mencionada falla, se extiende a lo largo del SE de Marruecos y SO de Algeria, y es parte de la plataforma epicontinental de Gondwana (Figs. 2.1A; 2.4A, B).

En este apartado se describen e ilustran las secciones estratigráficas analizadas en cada área. En las columnas estratigráficas se indican los niveles muestreados tanto para el estudio de foraminíferos y algas calcáreas como para conodontos, y se identifican asimismo los niveles donde se han observado corales. El contenido fósil observado en el residuo insoluble obtenido en el tratamiento de laboratorio para la extracción de elementos conodontales se localiza junto a las siglas de las muestras tomadas para conodontos. En las descripciones de las distintas secciones estratigráficas, se menciona para cada muestra, la presencia o ausencia de elementos conodontales, los taxones reconocidos en caso de presencia (Anexos I a V) y los bioclastos y minerales que también se encuentran presentes.

3.1.- Cuenca de Azrou-Khenifra. Región de Adarouch

Las columnas estratigráficas y las descripciones presentes en este apartado se basan, fundamentalmente, en los estudios de BERKHLI (1999), BERKHLI *et al.* (2001), BERKHLI & VACHARD (2001, 2002), CÓZAR *et al.* (2008a, 2011), SAID (2005), SAID *et al.* (2010, 2011) a los que se ha incorporado la información obtenida en este trabajo, del estudio de los conodontos y del análisis del residuo sólido del que se extraen los conodontos, obtenido después de la disolución de la muestra de roca, y en el que se registran tanto otros bioclastos como minerales.

De las diversas formaciones que forman los afloramientos carboníferos de esta región y que se describen en el contexto geológico, sólo se han estudiado para conodontos las formaciones de Tizra, Mouarhaz, Akerchi, Idmarrach y Tirhela. En las Figuras 3.1 y 3.2 se localizan las secciones estratigráficas estudiadas en CÓZAR *et al.* (2008a, 2011), en la hoja topográfica de Al Hajeb y en foto satélite.

Formación Tizra

En la parte central de los Montes de Tizra, se localiza la sección más completa y de mayor espesor de esta formación, 360 m, de los cuales 260 m se corresponden con calizas con intercalaciones de pizarras sobre las que se disponen 100 m de pizarras verdes y negras, hasta el contacto con los afloramientos de la Formación Mouarhaz en la zona sur, y directamente sobre el Triásico en la zona norte. BERKHLI *et al.* (2001) en la parte N de los Montes de Tizra subdividieron a esta formación en tres miembros (miembros TZ1, TZ2 y TZ3), aunque en esa zona presenta una sucesión estratigráfica ligeramente distinta a la de la parte central. CÓZAR *et al.* (2008a) levantaron y muestrearon (para foraminíferos, algas calcáreas, corales y conodontos) 5 nuevas secciones en la parte central (secciones de Tizra 2 a Tizra 6), con la que elaboraron una sección compuesta para la formación (Fig. 3.3A, B).

El Miembro Tizra 1 en el área tipo (al N de los Montes de Tizra) está formado por conglomerados polimícticos sobre los que se encuentran calizas bioclásticas y areniscas con intercalaciones de pizarras verdes (BERKHLI, 1999; BERKHLI *et al.*, 2001; BERKHLI & VACHARD 2001). En la parte superior de este miembro se observan calizas bioclásticas y oolíticas. El Miembro Tizra 2 se caracteriza por calizas de grano fino con cavidades estromatactoideas en su parte inferior (litología dominante de la sección Tizra 3 de CÓZAR *et al.*, 2008a y en este trabajo). A techo de algunos niveles, se reconocen corales rugosos solitarios. En la parte superior del miembro hay 20 m de pizarras verdes seguido de niveles con “boulders” de calizas polimícticas de 0,1-1,5 m de espesor y 5 m de ancho, producidos por la erosión de calizas más antiguas que se corresponden con la sección de Tizra 6 (de CÓZAR *et al.* 2008a, y en este trabajo). Como indican CÓZAR *et al.* (2008a) estas calizas no se registran en la parte N de los Montes de Tizra. Por encima hay un intervalo de 50 m de potencia de pizarras verdes, seguido de 15 m de calizas correspondientes con la sección de Tizra 4 (CÓZAR *et al.*, 2008a). Estas calizas se caracterizan por intraclastos, oolitos y bioclastos y se reconoce un nivel de areniscas violáceas de grano fino hacia su base. En la sección tipo, el Miembro Tizra 3 es equivalente a las secciones de Tizra 2 y Tizra 5 de CÓZAR *et al.* (2008a) y a las pizarras verdes suprayacentes, con pequeños niveles de lutitas, que pasan a pizarras negras hacia el techo de la Formación Tizra. En las secciones de Tizra 2 y Tizra 5 predominan los niveles de calizas masivas de tipo microbiano, con estromatactis. La sección de Tizra 2 está formada por 30 m de calizas bioclásticas bien estratificadas a masivas de color gris oscuro a claro, y rojo, seguidas de calizas wackestone a packstone arcillosas de color gris oscuro a negro. Estas últimas presentan pequeñas intercalaciones de pizarras y son ricas en braquiópodos gigantoproductos y cora-

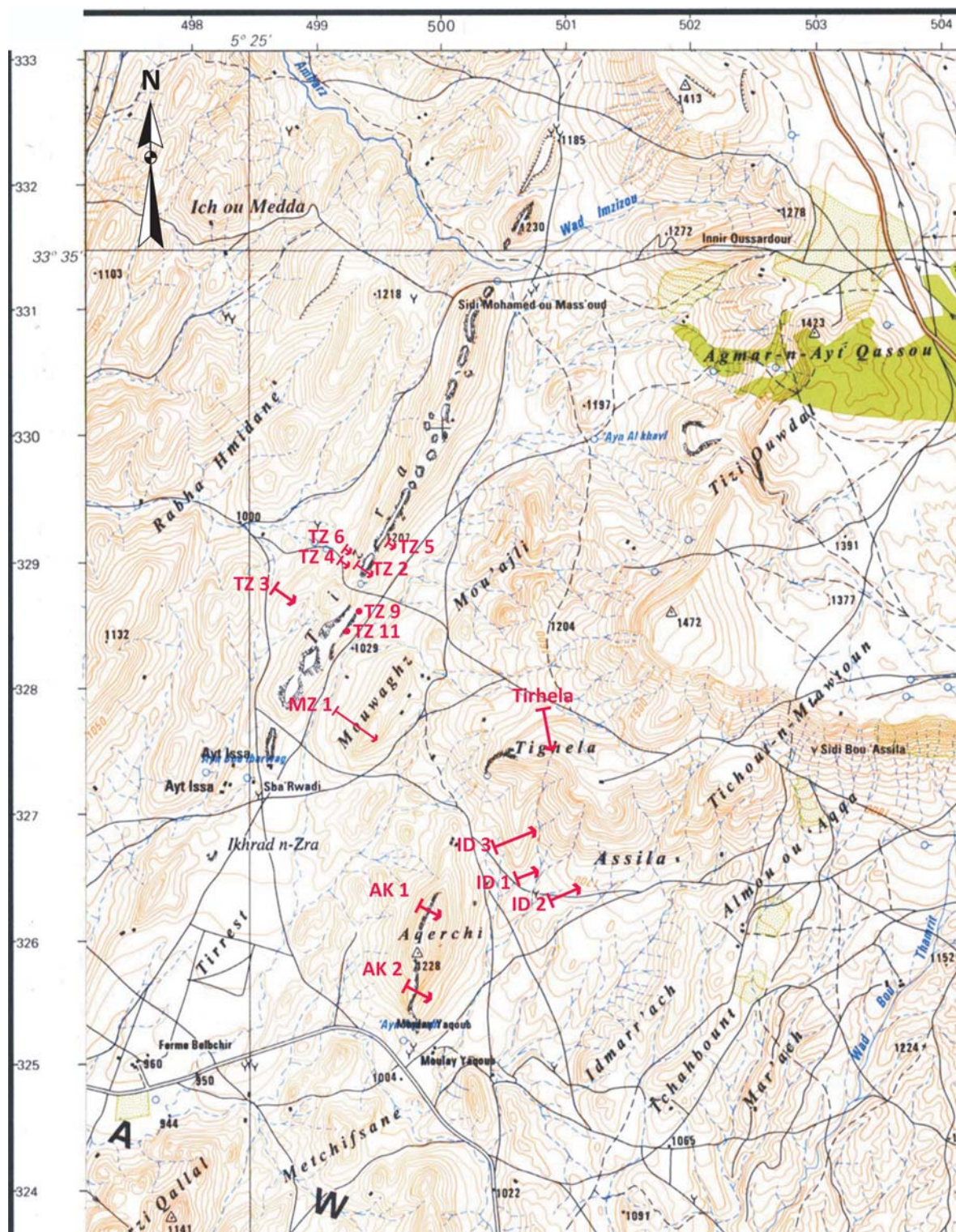


Figura 3.1.- Hoja topográfica NI-30-VII-4a, Al Hajeb, de la Carte du Maroc 1:50.000, en la que se localizan las secciones estratigráficas para el estudio de las formaciones Tizra (Tizra 3, Tizra 6, Tizra 4, Tizra 2, Tizra 5, Tizra 9, Tizra 11), Mouarhaz (Mouarhaz 1), Akerchi (Akerchi 1, Akerchi 2), Idmarrach (Idmarrach 3, Idmarrach 1, Idmarrach 2) y Tirhela. TZ: Tizra, MZ: Mouarhaz, AK: Akerchi, ID: Idmarrach.

les rugosos solitarios. El espesor de la sección de Tizra 2 varía lateralmente, dependiendo del espesor individual de cada montículo microbiano. Su potencia, en general, puede ser estimada en unos 30-60 m, con montículos microbianos de hasta 30 m de espesor y 200 m de longitud.

a) Sección de Tizra 3 (Figs. 3.1, 3.2, 3.3A, 3.4; Anexo I)

Coordenadas geográficas de la base: 33° 33' 30" N, 5° 24' 51" O

Base: discordante sobre las areniscas del Devónico.



Figura 3.2.- Foto satélite en la que se localizan las secciones estratigráficas para el estudio de las formaciones Tizra (Tizra 3, Tizra 4, Tizra 2, Tizra 9, Tizra 11), Mouarhaz (MZ1), Akerchi (Akerchi 1, Akerchi 2), Idmarrach (Idmarrach 3, Idmarrach 1, Idmarrach 2) y Tirhela. TZ: Tizra, MZ: Mouarhaz, AK: Akerchi, ID: Idmarrach.

1.- 5 m de calizas bioclásticas tableadas con laminaciones cruzadas. Estratificadas en bancos de 20-50 cm que hacia techo presentan intercalaciones margosas. Se tomaron 3 muestras para conodontos, muestras TZ3/1-1 (a 1 m de la base), TZ3/1-2 (a 1,7 m de la muestra anterior) y TZ3/1-3 (a 1,2 m de la muestra anterior).

Contenido bioclástico: braquiópodos, corales rugosos solitarios, foraminíferos y algas calcáreas. El residuo

sólido obtenido para el triado y búsqueda de conodontos ha proporcionado foraminíferos y fragmentos de crinoideos y braquiópodos (TZ3/1-1). En la muestra TZ3/1-2, además de los anteriores bioclastos también hay ictiolitos. La muestra TZ3/1-3 presenta moldes externos de braquiópodos.

Conodontos: Ninguna de las muestras fue productiva para conodontos.

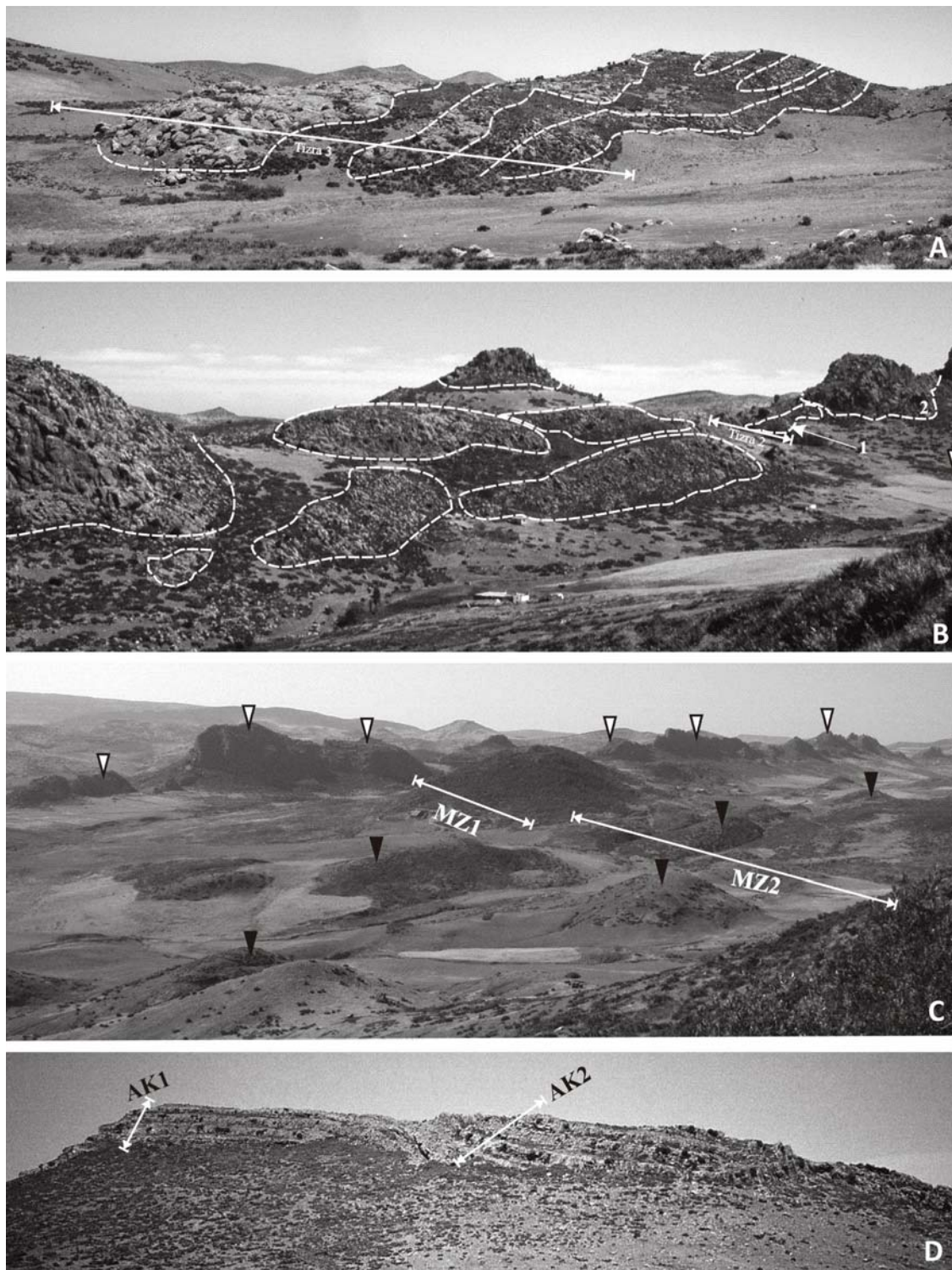


Figura 3.3.- Fotos de campo de las formaciones Tizra, Mouarhaz y Akerchi (CÓZAR *et al.*, 2008a). A) Sección de Tizra 3 en dirección NO. Las flechas blancas marcan la base (izquierda) y techo (derecha) de la sección. Las líneas discontinuas marcan algunos de los montículos microbianos presentes en la base de esta formación. El montículo inferior tiene una potencia aproximada de 50 m (ver columna estratigráfica de la sección de Tizra 3, Fig. 3.4). B) Sección de Tizra 2 en dirección N. Base (izquierda) y techo (derecha) de la sección marcados por línea con doble flecha. Montículos microbianos marcados con una línea discontinua. La flecha blanca indica la localización aproximada de la sección de Tizra 5. Los montículos microbianos marcados como 1 y 2 son los que se registran en las columnas estratigráficas de las secciones Tizra 2 y Tizra 5 (Fig. 3.5). El monículo 1 presenta una potencia aproximada de 15 m. C) Formación Mouarhaz, sus dos miembros (MZ1 y MZ2) y las correspondientes secciones estratigráficas, señalados por las flechas de doble sentido, en dirección NO. La base se sitúa a la izquierda y el techo a la derecha. Los montes de Tizra se señalan con flechas blancas y las flechas negras señalan algunos de los olistolitos del Miembro MZ2. D) Montes de Akerchi en el que los miembros AK1 y AK2, y sus correspondientes secciones estratigráficas se indican con flechas blancas (base, abajo; techo, arriba).

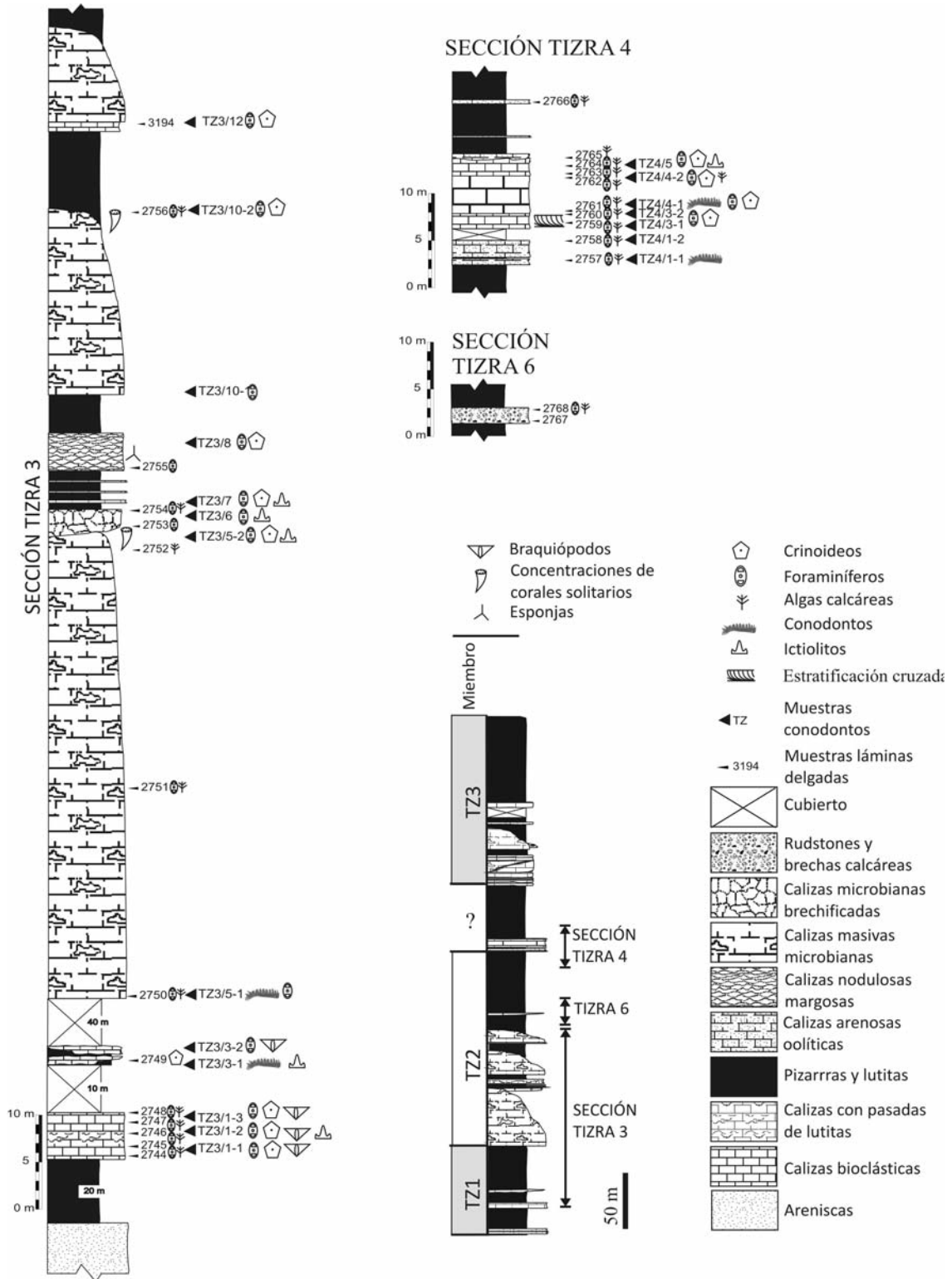


Figura 3.4.- Secciones estratigráficas Tizra 3, Tizra 4 y Tizra 6 pertenecientes a la Formación Tizra, en el sector central de los Montes de Tizra. TZ1-TZ3, miembros de la Fm. Tizra. Con un triángulo pequeño se señalan las muestras tomadas para lámina delgada y con un triángulo grande se indican las de conodontos. A la izquierda de las siglas de las muestras para lámina delgada se muestran los grupos fósiles reconocidos en campo, a su derecha los observados en lámina delgada y a la derecha de las siglas de las muestras de conodontos, los bioclastos reconocidos en el residuo sólido insoluble obtenido para la extracción de los elementos conodontales. Modificada de CÓZAR *et al.* (2008a).

Accesorios: en todas las muestras hay presencia de limonita.

2.- 10 m cubiertos con algún nivel de arenisca y pizarra.

3.- 2 m de calizas bioclásticas en 2 niveles continuos de 20 y 80 cm entre los que se intercalan pizarras. Se recogieron 2 muestras para conodontos, TZ3/3-1 (base) y TZ3/3-2 (techo).

Contenido bioclástico: crinoideos muy abundantes, foraminíferos y algas calcáreas en la muestra TZ3/3-1 hay foraminíferos, crinoideos, un ictiolito y un escolecodonto. La muestra TZ3/3-2 presenta foraminíferos y fragmentos de braquiópodos.

Conodontos: La muestra TZ3/3-1 presenta un fragmento de *Idioprioniodus* spp y un fragmento de elemento S de *Kladognathus* spp.

4.- 40 m cubiertos

5.- Aproximadamente 50 m de calizas masivas de tipo microbiano con cavidades estromatactoideas. Su espesor varía lateralmente. Las muestras para conodontos, TZ3/5-1 y TZ3/5-2, fueron tomadas a la base y techo del nivel, respectivamente.

Contenido bioclástico: corales rugosos solitarios y, ocasionalmente, algún colonial a techo del montículo. En el residuo sólido hay foraminíferos (TZ3/5-1) y fragmentos de crinoideos y un ictiolito (TZ3/5-2).

Conodontos: sólo la muestra TZ3/5-1 fue productiva en conodontos, obteniéndose un fragmento de elemento conodontal no identificado.

Accesorios: en la muestra TZ3/5-2, además de limonita, hay cubos de pirita bien desarrollados e incluso maclados.

6.- 2 m de calizas microbianas brechificadas. Se tomó una muestra, TZ3/6 (a 0,6 m de la base).

Contenido fósil: en el residuo sólido se han identificado foraminíferos y un ictiolito.

Conodontos: no se obtuvieron elementos conodontales.

7.- 4 m de lutitas con niveles finos de calizas bioclásticas. La muestra TZ3/7 se recogió en el primer nivel.

Contenido fósil: el residuo sólido triado es poco bioclástico, observándose fundamentalmente, escasos fragmentos de crinoideos y foraminíferos; estos últimos muy abundantes. Se obtuvo también un ictiolito.

Conodontos: la muestra no fue productiva.

Accesorios: limonita.

8.- 4 m de calizas nodulosas margosas.

Contenido fósil: destacan las esponjas. El residuo sólido presenta fragmentos de crinoideos (escasos) y foraminíferos.

Conodontos: muestra TZ3/8 (a techo del nivel). No se obtuvieron elementos conodontales.

Accesorios: limonita y cristales cúbicos de pirita.

9.- 8 m de pizarras.

10.- Aproximadamente 20 m de calizas masivas de tipo microbiano. Se tomaron 2 muestras para conodontos, una en la base (TZ3/10-1) y otra a techo (TZ3/10-2)

Contenido fósil: corales rugosos y, en ocasiones, algún colonial, a techo del montículo. En el residuo sólido sólo se han recuperado unos pocos foraminíferos (TZ3/10-1, TZ3/10-2) y crinoideos (TZ3/10-2).

Conodontos: no se obtuvieron elementos conodontales.

Accesorios: limonita y pirita.

11.- 8 m de pizarras.

12.- 1m de calizas bien estratificadas (Pc3194). La muestra TZ3/12 (equivalente a la de lámina delgada Pc3194) se tomó en este nivel.

Contenido fósil: en el residuo sólido se ha obtenido un fragmento de crinoide y foraminíferos.

Conodontos: no produjo elementos conodontales.

Accesorios: limonita.

13.- 10 m de calizas masivas de tipo microbiano.

b) Sección de Tizra 6 (Figs. 3.1, 3.4)

Base: concordante con las pizarras que afloran entre Tizra 3 y Tizra 6.

1.- 12,5 m de espesor de brechas calcáreas y rudstones. Los clastos están compuestos por calizas grises claras, micríticas y con escasas cavidades estromatactoideas. Seguramente, estos clastos provienen de la erosión de las calizas masivas microbianas de Tizra 3.

c) Sección de Tizra 4 (Figs. 3.1, 3.2, 3.4; Anexo D)

Coordenadas geográficas de la base: 33° 33' 37" N, 5° 24' 35" O

Base: concordante con las pizarras a techo de Tizra 6.

1.- 2,7 m de calizas arenosas oolíticas y bioclásticas en un banco de 0,50 m y otro de 2 m de espesor. Se tomaron 2 muestras para conodontos, una hacia la base (TZ4/1-1) y otra en el techo (TZ4/1-2).

Contenido fósil: Las láminas delgadas de la muestra de este nivel presentan foraminíferos y algas calcáreas. El residuo sólido de la muestra TZ4/1-1 ha producido fragmentos de crinoideos y foraminíferos, mientras que la muestra TZ4/1-2 no presenta ningún bioclasto.

Conodontos: En la muestra TZ4/1-1 se ha recuperado un fragmento de elemento S sin identificar.

Accesorios: ambas muestras presentan limonita y en TZ4/1-1 hay granos de cuarzo.

2.- 1,20 m cubiertos.

3.- 1, 6 m de calizas bioclásticas en secuencias estratocrecientes y granodecrecientes. Presentan lamina-

ciones cruzadas de bajo ángulo. Se diferencian 3 niveles. Se recogieron 2 muestras para conodontos, una a 0,4 m de la base (TZ4/3-1) y otra a techo (TZ4/3-2).

Contenido fósil: el residuo sólido para conodontos ha producido crinoideos y foraminíferos (abundantes).

Conodontos: las muestras no proporcionaron elementos conodontales.

Accesorios: la muestra TZ4/3-2 tiene granos de cuarzo.

4.- 4 m de calizas masivas bioclásticas. Las muestras TZ4/4-1 (base) y TZ4/4-2 (techo) se tomaron para conodontos.

Contenido fósil: en el residuo sólido la diversidad y abundancia de los bioclastos es baja. Se reconocen crinoideos y foraminíferos en TZ2/4-1 y TZ2/4-2. Algas calcáreas en TZ2/4-2.

Conodontos: en la muestra TZ2/4-1 se obtuvo un fragmento de elemento conodontal, que no ha podido ser identificado.

Accesorios: cuarzo y limonita (TZ4/4-2).

5.- 3-4 m de calizas tableadas bioclásticas. En un banco a 2 m por encima del tramo 4 se observan oncoides y la muestra se encuentra muy ferruginizada. Se tomó la muestra TZ4/5 para conodontos.

Contenido fósil: por el residuo sólido no se observa que sea muy bioclástica. Los bioclastos más comunes son los crinoideos. Presencia de foraminíferos y algas en lámina delgada. En el residuo sólido se han obtenido foraminíferos, crinoideos y un ictiolito.

Conodontos: no se obtuvieron elementos conodontales.

d) Sección de Tizra 2 (Figs. 3.1, 3.2, 3.3B, 3.5; Anexo I)

Coordenadas geográficas de la base: 33° 33' 37" N, 5° 24' 27" O

Base: concordante con las pizarras que afloran desde el techo de Tizra 4 y areniscas de grano fino.

1.- 10 m de calizas bioclásticas y tableadas, con niveles de 0,2 m a 1 m, con algunas intercalaciones margosas. Se tomaron un total de 7 muestras; TZ2/1-1 (base), Pc2379 (a 2,5 m de la muestra anterior), TZ2/1-2 (a 3,7 m de la muestra anterior), Pc2382 (a 2 m de la muestra anterior), TZ2/1-3 (a 0,5 m de la muestra anterior), Pc2384 (a 1,9 m de la muestra anterior) y TZ2/1-4 (techo).

Contenido fósil: crinoideos, braquiópodos gigantoprodúctidos y corales rugosos. El residuo sólido empleado para el triado presenta foraminíferos, crinoideos, braquiópodos y briozoos en general y, en particular, espículas de esponjas, ostrácodos (TZ2/1-1, Pc2382, TZ2/1-3), ictiolitos (Pc2379, TZ2/1-2, Pc2382, TZ2/1-3, TZ2/1-4), gasterópodos (TZ2/1-2, TZ2/1-3, TZ2/1-4) y escolecodontos (TZ2/1-1).

Conodontos: las muestras TZ2/1-2 y TZ2/1-3 fueron

productivas. En la primera muestra, se han podido identificar 4 elementos P₁ de *Gnathodus girtyi girtyi* y 3 fragmentos de elementos P que no han podido ser clasificados. En la segunda muestra, se obtuvo un elemento P₁ de *Gnathodus* spp. y un elemento P₁ de *Syncladognathus* spp.

Accesorios: limonita (en la mayoría de las muestras) y pirita (Pc2382, TZ2/1-3, TZ2/1-4). En varias muestras, algunos de los moldes internos de gasterópodos, briozoos y foraminíferos se encuentran pirritizados y limonitizados.

2.- 8-10 m de calizas masivas encriníticas que lateralmente se vuelven tableadas. Lateralmente no llegan a aflorar. Se tomaron 3 muestras; TZ2/2-1 (a 4 m de la base), TZ2/2-2 (a 3, 2 m de la muestra anterior) y TZ2/2-3 (techo).

Contenido fósil: crinoideos y corales rugosos en campo. En el residuo sólido de la muestra TZ2/2-1 se observan crinoideos (abundantes fragmentos) y foraminíferos, en TZ2/2-2 foraminíferos, crinoideos y braquiópodos y en TZ2/2-3 crinoideos, fragmentos de corales, foraminíferos e ictiolitos.

Conodontos: la muestra TZ2/2-3 fue la única muestra productiva. En ésta se ha reconocido un elemento P₁ de *Lochriea commutata*.

3.- 10-12 m de calizas wackestone a packstone bien estratificadas en bancos de 0,1 m a 1 m y de superficie irregular. Hacia techo pasan a lutitas con algún nivel muy fino de caliza intercalado. Para conodontos se recogieron las muestras TZ2/3-1 (base del tramo) y TZ2/3-2 (techo).

Contenido fósil: corales, braquiópodos gigantoprodúctidos, crinoideos, bivalvos. En el residuo sólido se observa que la muestra TZ2/3-1 presenta crinoideos y foraminíferos y que en TZ2/3-2 uno de los componentes principales son los foraminíferos. Otros bioclastos presentes en esta última muestra son fragmentos de crinoideos, briozoos, braquiópodos, ostrácodos e ictiolitos (incluyendo una vértebra).

Conodontos: la primera muestra no fue productiva para conodontos, mientras que en la segunda se recuperaron un elemento P₁-P₂ de *Kladognathus tenuis/complectens*, y 3 elementos P₁, uno de *Gnathodus girtyi girtyi*, otro de *Mestognathus bipluti* y otro de *Lochriea commutata*.

4.- 16 m de calizas masivas de tipo microbiano y encriníticas. Lateralmente, en los flancos del montículo microbiano, se reconocen debris correspondientes a facies de destrucción del mismo. Se tomaron distintas muestras en los debris laterales; muestras TZ2/4-1 (a 1 m de la base), Pc2402 (a 1,3 m de la muestra anterior), TZ2/4-2 (a 1,2 m de la muestra anterior), TZ2/4-3 (a 11 m de la muestra anterior) y Pc3864 (en las facies de debris del otro lateral del montículo).

Contenido fósil: en campo se observan fundamentalmente, crinoideos, corales rugosos solitarios pequeños sin diseipimentos y colonias ceriodes de corales tabu-

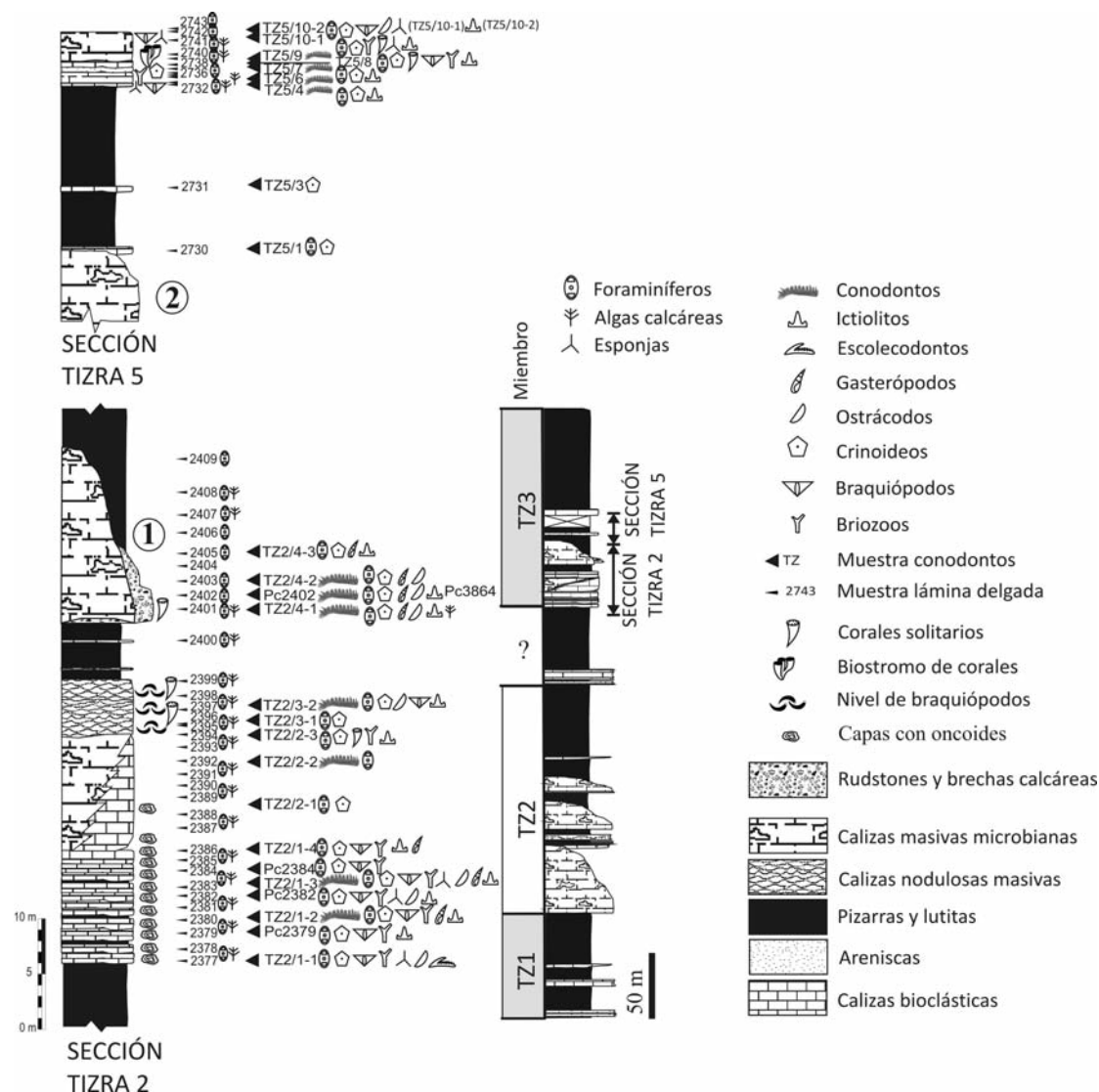


Figura 3.5.- Secciones estratigráficas Tizra 2 y Tizra 5 pertenecientes a la Formación Tizra, en el sector central de los Montes de Tizra. TZ1-TZ3, miembros de la Fm. Tizra. Se sitúan en la columna los montículos numerados como 1 y 2 en las secciones de Tizra 2 y Tizra 5, indicados también en la Figura 3.3B. Con un triángulo pequeño se señalan las muestras tomadas para lámina delgada y con un triángulo grande se indican las de conodontos. A la izquierda de las siglas de las muestras para lámina delgada se indican los grupos fósiles reconocidos en campo, a su derecha los observados en lámina delgada y a la derecha de las siglas de las muestras para conodontos, los bioclastos reconocidos en el residuo sólido insoluble obtenido para la extracción de los elementos conodontales. Modificada de CÓZAR *et al.* (2008a).

lados. En lámina delgada todas las muestras presentan foraminíferos y sólo TZ2/4-1, algas calcáreas. El residuo sólido ha producido crinoideos, foraminíferos, ictiolitos (los tres muy abundantes) seguidos en orden decreciente de abundancia por ostrácodos, briozoos, braquiópodos, gasterópodos y fragmentos de corales. **Conodontos:** únicamente la muestra TZ2/4-3 no ha producido elementos conodontales. La muestra TZ2/4-1 proporcionó hasta 2399 elementos conodontales, de los cuales 1230 fueron fragmentos que no pudieron identificarse (ya sea de elementos P, S o “varios”). Los taxones que se han podido determinar son *Idioproniodus claviger*, *Idioproniodus conjunctus*, *Kladognathus tenuis/complectens*, *Hindeodus cristula*, *Hindeodus* spp. (fragmentos de elementos P₁), *Gnathodus bilineatus bilineatus*,

Gnathodus bilineatus spp. (elementos P₁), *Gnathodus girtyi girtyi*, *Gnathodus girtyi soniae*, *Gnathodus girtyi* spp. (elementos P₁), “*Gnathodus*” *homopunctatus*, *Mestognathus bipluti*, *Mestognathus* spp. (elementos P₁), *Lochriea commutata* y *Lochriea* spp. (elementos P₁). Se han recuperado también los elementos vicariantes (elementos P₂, S y M compartidos por diversas especies de un mismo género) de *Idioproniodus* spp., *Kladognathus* spp., *Cavusgnathus* spp., *Gnathodus bilineatus* spp. (elementos P₂), *Gnathodus girtyi* ssp. (elementos P₂), gnatódidos, y un elemento P₂ adscrito con dudas *Mestognathus?* spp.

En la muestra Pc2402, de un total de 795 ejemplares, 363 elementos son fragmentos de elementos P, S y

“varios”, que no han podido identificarse. El resto de elementos pertenecen a los taxones *Idioproniodus claviger*, *Idioproniodus conjunctus*, *Kladognathus tenuis/complectens*, *Gnathodus bilineatus bilineatus*, *Gnathodus bilineatus* ssp. 1, *Gnathodus bilineatus* spp. (elemento P₁), *Gnathodus girtyi girtyi*, *Gnathodus girtyi intermedius*, *Gnathodus girtyi soniae*, *Gnathodus girtyi* spp. (elementos P₁), “*Gnathodus*” *homopunctatus*, *Mestognathus bipluti*, *Lochriea commutata*, *Lochriea* spp. (elementos P₁) y *Vogelgnathus campbelli*. Los elementos vicariantes recuperados pertenecen a los taxones *Idioproniodus* spp., *Kladognathus* spp. *Gnathodus bilineatus* ssp. (elementos P₂) y de gnatódidos.

La muestra TZ2/4-2 ha proporcionado 843 elementos de los cuales 241 son fragmentos no identificables y el resto pueden adscribirse a las especies *Idioproniodus claviger*, *Idioproniodus conjunctus*, *Kladognathus macrodentata* (elemento S), *Gnathodus bilineatus bilineatus*, *Gnathodus bilineatus* ssp. 2, *Gnathodus bilineatus* ssp. 3, *Gnathodus bilineatus* spp. (elementos P₁), *Gnathodus girtyi girtyi*, *Gnathodus girtyi intermedius*, *Gnathodus girtyi soniae*, *Gnathodus girtyi* spp. (elementos P₁), “*Gnathodus*” *homopunctatus*, *Gnathodus praebilineatus* transicional a *Gnathodus bilineatus*, *Lochriea commutata* y *Lochriea* spp. (elementos P₁). Los elementos vicariantes pertenecen a *Idioproniodus* spp., *Kladognathus* spp., *Gnathodus bilineatus* ssp. (elementos P₂), *Gnathodus girtyi* spp. (elementos P₂) y de gnatódidos.

Por último, en la muestra Pc3864 se han recuperado 242 elementos conodontales de los cuales 130 pertenecen a fragmentos sin identificar. Los taxones que han podido identificarse son, *Idioproniodus claviger*, *Idioproniodus conjunctus*, *Kladognathus tenuis/complectens*, *Gnathodus bilineatus bilineatus*, *Gnathodus girtyi girtyi*, *Gnathodus girtyi soniae*, “*Gnathodus*” *homopunctatus*, *Mestognathus bipluti*, *Mestognathus* spp. (elementos P₁) y *Lochriea commutata*. Los elementos vicariantes pueden adscribirse a *Idioproniodus* spp. y a *Kladognathus* spp.

Accesorios: limonita, pirita y pirita oxidada.

5.- 8 m de pizarras y lutitas.

e) Sección de Tizra 5 (Figs. 3.1, 3.3B, 3.5; Anexo I)

Coordenadas geográficas de la base: 33° 33' 42" N, 5° 24' 15" O

Base: caliza masiva del techo del montículo microbiano en la sección de Tizra 2.

1.- 0,8-1 m de calizas bioclásticas. Se tomó una muestra en la base del tramo (TZ5/1).

Contenido fósil: en el residuo sólido se han recuperado fragmentos de crinoideos y foraminíferos e ictiolitos (ambos escasos).

Conodontos: no se obtuvieron elementos conodontales.

Accesorios: limonita y pirita.

2.- 5 m lutitas y pizarras.

3.- 0,5 m de caliza bioclástica. La muestra TZ5/3 se tomó hacia la mitad del nivel.

Contenido fósil: el residuo sólido presenta fragmentos de crinoideos.

Conodontos: la muestra no fue productiva para elementos conodontales.

4.- 9 m cubiertos. A techo 0,3 m de calizas bioclásticas algo margosas en bancos de 0,1 m, 0,05 m y 0,15 m. Se tomó una muestra para conodontos a techo del tramo (TZ5/4).

Contenido fósil: briozoos, crinoideos, corales rugosos y solitarios, braquiópodos (escasos) y esponjas (en el banco de la base). En lámina delgada se observan foraminíferos y algas calcáreas. El residuo sólido presenta crinoideos, foraminíferos y escasos ictiolitos.

Conodontos: la muestra fue productiva en elementos conodontales, recuperándose un fragmento de un elemento de *Idioproniodus* spp., y un elemento P₁ de “*Gnathodus*” *homopunctatus*.

Accesorios: limonita.

5.-15 m de caliza margosa algo nodular y con laminaciones.

Contenido fósil: se han observado braquiópodos en campo. Presencia de foraminíferos y algas calcáreas en lámina delgada.

6.- 0,3 m de calizas masiva gris claro, con concentraciones bioclásticas en dos bancos. El banco del techo presenta laminaciones. Se tomó una muestra (TZ5/6) en la base del banco inferior donde se observan ejemplares del *incertae sedis Saccamminopsis*.

Contenido fósil: el banco inferior contiene *Saccamminopsis* en su base y braquiópodos gigantoprodúctidos a techo. El banco del techo presenta crinoideos. En lámina delgada hay foraminíferos y algas calcáreas. En el residuo sólido insoluble se han obtenido crinoideos, foraminíferos, destacando la presencia de *Saccamminopsis* dentro de estos últimos, e ictiolitos.

Conodontos: Se han obtenido dos elementos P₁ de “*Gnathodus*” *homopunctatus*, un elemento M vicariante del aparato conodontal de *Gnathodus* y 7 fragmentos no identificables, 3 de elementos P y 4 de elementos S.

Accesorios: limonita.

7.- 0,45-0,55 m de biostromo de corales. La muestra TZ5/7 se recogió a la base del nivel.

Contenido fósil: biostromo dominado por corales rugosos faceloides de los géneros *Siphonodendron*, *Diphyphyllum* y *Tizraia*, y en menor número, corales tabulados (SAID *et al.*, 2011). Braquiópodos (gigantoprodúctidos). En lámina delgada hay foraminíferos. Además, se observan crinoideos e ictiolitos (poco abundantes) en el residuo sólido insoluble.

Conodontos: en esta muestra sólo se ha recuperado un elemento P₁ de “*Gnathodus*” *homopunctatus*.

8.- 0,5 cm de calizas y margas bioclásticas con laminaciones. La muestra TZ5/8 se tomó a 0,1 m del techo del nivel.

Contenido fósil: *Saccamminopsis* (en los primeros 0,1 m), crinoideos y corales. El residuo sólido contiene foraminíferos, ictiolitos y fragmentos de braquiópodos, crinoideos, briozoos y corales.

Conodontos: no se obtuvieron elementos conodontales.

Accesorios: limonita.

9.- 0,6 m de calizas margosas bioclásticas. Se tomó una muestra hacia la mitad del tramo (TZ5/9).

Contenido fósil: braquiópodos (abundantes) y corales. Foraminíferos y algas calcáreas en lámina delgada. El residuo para triado ha producido foraminíferos, ictiolitos, espículas de esponjas y fragmentos de crinoideos, briozoos, corales y braquiópodos. Estos últimos también se han recuperado como ejemplares enteros en sus formas juveniles.

Conodontos: se han recuperado únicamente 2 fragmentos de elementos S que no se pueden adscribir a ningún taxón.

Accesorios: limonita.

10.- 2,6 m de calizas masivas con alto contenido bioclástico y desarrollo de biostromo de corales rugosos. Los bancos de la base tienen una potencia de 0,4-0,5 m y a techo de 0,05-0,1 m. Niveles de chert y silicificaciones comunes. La muestra TZ5/10-1 se tomó a 1,3 m de la base y la muestra TZ5/10-2 a 0,15-0,20 m del techo.

Contenido fósil: braquiópodos (abundantes; rodados y en posición de vida), esponjas (ejemplares pequeños y grandes), corales (colonias de *Siphonodendron* de hasta 3 m de ancho y 0,7 m de altura). Foraminíferos en lámina delgada. En el residuo sólido insoluble para triado se han extraído en ambas muestras, foraminíferos, ostrácodos y fragmentos de crinoideos y braquiópodos. En la muestra TZ5/10-1 además hay espículas de esponjas y, también en TZ5/10-2, ictiolitos.

Conodontos: las muestras no fueron productivas para conodontos.

Además de las secciones previamente publicadas, también se han levantado otra serie de secciones estratigráficas debido a su interés en el crecimiento y cese de los montículos microbianos pero que no han sido publicadas. Sin embargo, en estas secciones se han muestreado algunos niveles aislados que, en otras facies similares en la sección de Tizra 2, aportaron gran cantidad de elementos conodontales.

f) Sección Tizra 9 (Figs. 3.1, 3.2; Anexo I)

Coordenadas geográficas de la base: 33° 33' 25" N, 5° 24' 25" O

Base: pizarras del techo de Tizra 2.

Pequeño montículo microbiano a techo de Tizra 2. En la base de la brecha de destrucción del montículo adya-

cente, en facies de flanco, se tomó la muestra Pc3808.

Conodontos: se obtuvieron 254 elementos conodontales. De éstos, 147 se corresponden con fragmentos que no han podido ser identificados y, el resto, a los taxones *Idioproniodus claviger*, *Idioproniodus conjunctus*, *Kladognathus tenuis/complectens*, *Cavusgnathus* spp. (elemento S), *Gnathodus bilineatus bilineatus*, *Gnathodus girtyi girtyi*, "*Gnathodus*" *homopunctatus*, *Mestognathus bipluti*, *Mestognathus* spp. (elementos P₁), *Lochriea commutata* y *Lochriea* spp. (elementos P₁), y a los elementos vicariantes de *Idioproniodus* spp., *Kladognathus* spp., *Gnathodus bilineatus* spp. (elemento P₂) y, a *Mestognathus*? spp (elemento P₂).

g) Sección Tizra 11 (Figs. 3.1, 3.2; Anexo I)

Coordenadas geográficas de la base: 33° 33' 22" N, 5° 24' 31" O

Base: pizarras .

Brecha encrinítica de la base de un montículo microbiano rotado, lateral al de TZ2, y equivalente al grupo de muestras TZ2/4. Se tomó la muestra Pc3848.

Contenido fósil: corales rugosos solitarios (*Cyathaxonia*) y tabulados. Se han obtenido fragmentos de crinoideos, braquiópodos y corales, y foraminíferos en el residuo sólido.

Conodontos: la muestra ha producido 60 elementos conodontales de los cuales, 34 son fragmentos no identificables. Los taxones que han podido reconocerse son *Idioproniodus claviger*, *Idioproniodus conjunctus*, *Gnathodus girtyi girtyi*, *Gnathodus girtyi* spp. (elemento P₁) y *Lochriea commutata*. Se han obtenido también algunos de los elementos vicariantes que conforman el aparato conodontal de las distintas especies del género *Idioproniodus* y clasificados como *Idioproniodus* spp.

Accesorios: óxidos de hierro (limonita).

Formación Mouarhaz

El Miembro MZ1 sólo aflora en el área tipo de Mouarhaz, por lo que las muestras para los diferentes estudios (grupos fósiles y microfacies) se tomaron en la misma área (Figs. 3.1, 3.2, 3.3C, 3.6). Las muestras provienen fundamentalmente de calizas oolíticas de tipo packstone a grainstone, ya que este miembro está formado fundamentalmente por materiales silicilásticos a la base y oolíticos a techo (Fig. 3.6).

El Miembro MZ2 (Figs. 3.1, 3.2, 3.3) está compuesto por pizarras verdes y negras con olistolitos de calizas de edad Viseense medio-superior y del Devónico (mucho más antiguas que las secciones estudiadas).

La sección estratigráfica correspondiente al Miembro MZ1 (Fig. 3.6) presenta su base en las coordenadas geográficas 33° 33' 57" N, 5° 24' 33" O. Su base es un

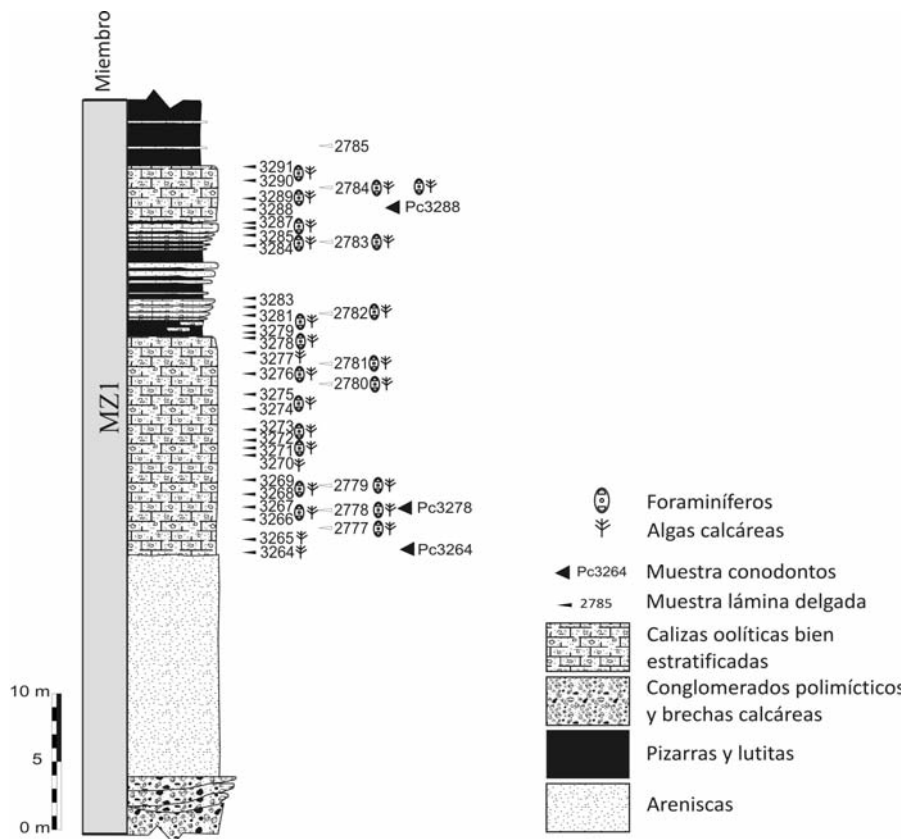


Figura 3.6.- Sección estratigráfica del Miembro MZ1 de la Formación Mouarhaz. Con un triángulo pequeño se señalan las muestras tomadas para lámina delgada y con un triángulo grande se indican las de conodontos. A la derecha de las siglas de las muestras para lámina delgada se muestran los grupos fósiles observados en lámina delgada. Modificada de CÓZAR *et al.* (2008a, 2011).

contacto mecánico en el que los conglomerados cabalgan las pizarras del techo de la sección de Tizra 2. Está constituida por:

- 1.- 4,5 m de conglomerados polimícticos y brechas calcáreas.
- 2.- 15 m de areniscas.
- 3.- 15 m de calizas arenosas oolíticas.
Conodontos: se tomaron 2 muestras (Pc3264, a la base, y Pc3278, a techo) que no fueron productivas.
- 4.- 11 m de pizarras con intercalaciones de bancos de calizas oolíticas y de areniscas. Los bancos son estratocrecientes.
- 5.- 4 m de calizas arenosas oolíticas.
Conodontos: la única muestra que se tomó de este nivel (Pc3288) no fue productiva para elementos conodontales.

En cuanto al contenido bioclástico, se observan foraminíferos y algas calcáreas en gran parte de las muestras de la sección.

Formación Akerchi

BERKHLI & VACHARD (2001) dividieron esta formación en dos miembros, AK1 y AK2. CÓZAR *et al.* (2008a) levantaron dos secciones estratigráficas que incluían las variaciones laterales de la formación y que denominaron Akerchi 1 y Akerchi 2 (Figs. 3.1, 3.2,

3.3D). Como mencionan estos últimos autores, gran parte de la sección de Akerchi 1 corresponde al Miembro AK1, y se caracteriza por unos niveles basales de conglomerados, areniscas y brechas calcáreas sobre las que se encuentran calizas oolíticas con intercalaciones de pizarras, en una secuencia estratocreciente. Hacia la parte superior de este miembro, sobre la barra oolítica anterior con una ligera superficie irregular (esta superficie no tiene características claras de erosión y el cambio pudo haberse producido en condiciones subacuáticas), hay un nivel de unos 1-4 m de espesor de calizas negras, con abundantes gigantoprodúctidos y corales rugosos coloniales que forman un biostromo (SAID, 2005; SAID *et al.*, 2010). Por encima de este nivel, se encuentran aproximadamente 10 m de pizarras y calizas negras bien estratificadas con abundantes braquiópodos gigantoprodúctidos y calizas arenosas con cantos de calizas en la base del estrato, que conforman la parte inferior del Miembro AK2 en la sección Akerchi 1.

En la parte superior de la sección de Akerchi 1 se reconoce el Miembro AK2, pero debido a que esta sección se encuentra fallada en niveles superiores, sólo se pueden observar algunas de las características del Miembro AK2. Además, en las pizarras inferiores de este miembro también se observa una notable reducción en la potencia si se comparan las secciones de Akerchi 1 y Akerchi 2. Debido a lo anterior, gran parte del Miembro AK2 fue estudiado en la sección Akerchi 2, localizada al S de la sección Akerchi 1 (Figs. 3.1, 3.2). Si se continúa observando las características del Miembro AK2 en la sección de Akerchi

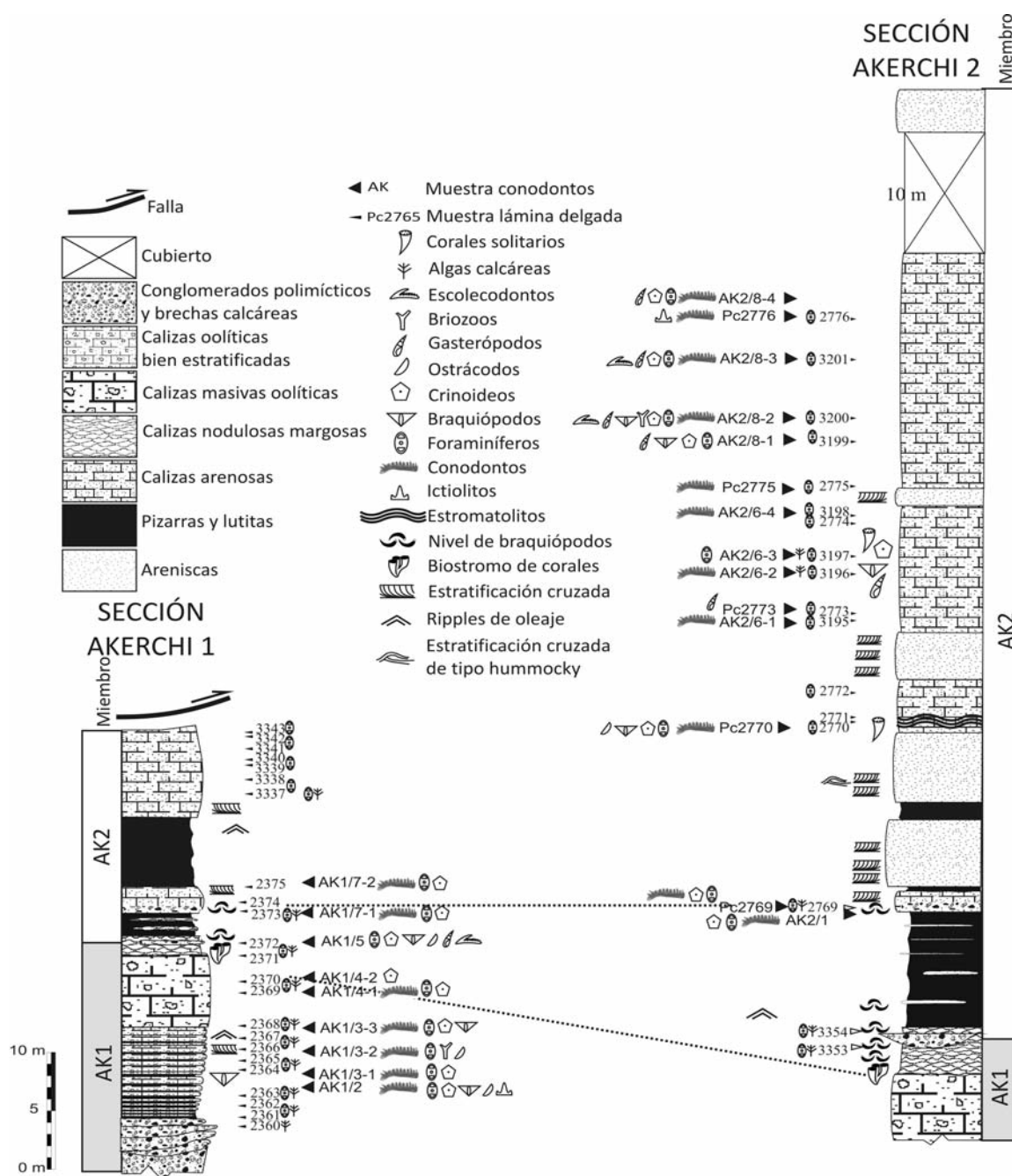


Figura 3.7.- Secciones estratigráficas de la Formación Akerchi. Las secciones Akerchi 1 y Akerchi 2 pueden correlacionarse, al menos, por dos niveles litológicos, marcados con una línea de puntos; techo de las calizas masivas oolíticas y base de las calizas arenosas con abundantes braquiópodos. Con un triángulo pequeño se señalan las muestras tomadas para lámina delgada y con un triángulo grande se indican las de conodontos. En la sección de Akerchi 1, a la izquierda de las siglas de las muestras para lámina delgada se muestran los grupos fósiles y estructuras sedimentarias reconocidos en campo, a su derecha los bioclastos observados en lámina delgada y a la derecha de las siglas de las muestras para conodontos, los bioclastos reconocidos en el residuo sólido insoluble obtenido para la extracción de los elementos conodontales. En la sección de Akerchi 2 se invierte la distribución anterior de los bioclastos. AK1: Mb Akerchi 1; AK2: Mb Akerchi 2. Modificada de CÓZAR *et al.* (2008a, 2011).

2, en niveles superiores de la sección las litologías predominantes son calizas arenosas de tipo packstone con frecuentes laminaciones cruzadas y bancos de areniscas. Destaca la presencia de un nivel estromatolítico de 0,25 m de espesor hacia la mitad de la

sección (Fig. 3.7). La caliza basal de este intervalo se caracteriza por concentraciones de braquiópodos gigantoprodúctidos y cantos de areniscas, que suelen ser comunes en algunos niveles de la sección de Akerchi 2.

En resumen, esta formación se caracteriza a grandes rasgos, por barras oolíticas y calizas con alto contenido en siliciclásticos a la base, que pasan a facies protegidas detrás de la barra, en las que SAID (2005) describe un biostromo de corales rugosos y tabulados, para hacia techo, desarrollarse facies siliciclásticas con carbonatos intercalados atribuidos a facies deltaicas.

a) Sección de Akerchi 1 (Figs. 3.1, 3.2, 3.3D, 3.7, Anexo II)

Coordenadas geográficas de la base: 33° 32' 11" N, 5° 24' 9" O

Base: contacto mecánico, cabalga los últimos términos de pizarras del Miembro MZ2.

1.- 5 m de conglomerados polimícticos, areniscas y brechas calcáreas con formas canalizadas en los 0,25 m superiores. Son bancos de 0,05-0,10 m de potencia.

2.-2,4 m de calizas oolíticas y bioclásticas con intercalaciones de pizarras. Bancos de 0,01 a 0,3 m. Se tomó una muestra para conodontos a 0,2 m del techo (AK1/2).

Contenido fósil: braquiópodos (pocos gigantopodúctidos) en campo. En el residuo sólido se observan foraminíferos, braquiópodos (moldes internos, fragmentos y ejemplares enteros), crinoideos, ostrácodos e ictiolitos. En lámina delgada se estudiaron los foraminíferos y algas calcáreas.

Conodontos: se obtuvieron elementos P₁ de *Gnathodus bilineatus bilineatus*, *Mestognathus* spp. y *Lochriea commutata*, y elementos S de *Syncladognathus* spp.

Accesorios: limonita.

3.- 5,5 m de calizas oolíticas con intercalaciones de pizarras en una secuencia estratocreciente. Aunque son similares a las del tramo 2, los bancos son más potentes (hasta 0,8 m), salvo los próximos a la base del tramo que pueden ser de 0,1 m. Se observan ripples y estratificación cruzada. Las calizas, aunque oolíticas, presentan muchos fragmentos de bioclastos. En este intervalo se tomaron 3 muestras, AK1/3-1, a 0,3 m de la base, AK1/3-2, hacia la mitad del tramo, y AK1/3-3, a 0,5 m del techo.

Contenido fósil: braquiópodos gigantopodúctidos. En el residuo para conodontos de todas las muestras se han obtenido foraminíferos. Otros bioclastos: crinoideos (AK1/3-1, AK1/3-3), ostrácodos (ejemplares enteros y moldes internos piritizados y limonitizados en AK1/3-2), *incertae sedis Saccaminopsis* ((AK1/3-2) y braquiópodos (AK1/3-3). En lámina delgada también hay algas calcáreas.

Conodontos: en AK1/3-1 se extrajeron 2 fragmentos de *Idioprioniodus* spp. y fragmentos de elementos P y "varios" que no se pudieron identificar. La muestra AK1/3-2 produjo elementos P₁, 1 de *Gnathodus bilineatus* spp. y 2 de *Mestognathus* spp., así como 4 fragmentos de conodontos no identificables (1 elemento P, 1 elemento S y 2 elementos determinados

como "varios" por su pequeño tamaño). Por último, en la muestra AK1/3-3 sólo se recuperó un elemento P₁ de *Mestognathus* spp. y un fragmento de elemento P no identificable.

Accesorios: limonita y cuarzo (en todas las muestras); pirita (AK1/3-2).

4.- Banco de 6,4 m de potencia de caliza masiva oolítica, con techo irregular. Se cogieron dos muestras para conodontos (AK1/4-1 y AK1/4-2) hacia la parte superior del tramo.

Contenido fósil: el residuo sólido insoluble ha producido fragmentos de crinoideos (ambas muestras) y foraminíferos (AK1/4-2). También se reconocen algas calcáreas en lámina delgada.

Conodontos: la muestra AK1/4-1 fue la única en proporcionar elementos conodontales. En esta muestra se recuperaron 8 elementos conodontales, de los cuales 2 corresponden a fragmentos de elementos S que no se pudieron identificar, 5 a elementos P₁ de *Gnathodus bilineatus* spp., *Gnathodus pseudosemiglaber*, *Gnathodus* spp., *Mestognathus* spp., y *Lochriea commutata*, y 1 elemento S de *Syncladognathus* spp.

Accesorios: cuarzo y limonita.

5.-1-4 m de caliza negra, nodular, margosa y algo brechoidea que por el elevado número de corales y su disposición se interpretó como un biostromo. Se tomó una muestra para conodontos (AK1/5) a 0,6 m de la base.

Contenido fósil: en campo se han observado abundantes braquiópodos gigantopodúctidos. Destaca el gran número de corales y su diversidad, registrándose corales rugosos masivos (*Lithostrotion*, *Palastrea*), fasciculados (*Siphonodendron*, *Diphyphyllum*, *Tizraia*, *Syringopora*) y solitarios (*Palaeosmilia*, *Dibunophyllum*, *Arachnolasma*, *Clisiophyllum*, *Konickophyllum*, *Axophyllum*) (SAID, 2005; SAID et al., 2010). Algunos se disponen aleatoriamente, pero directamente sobre la caliza oolítica, otros parecen arrastrados y concentrados. En esta muestra, se han recuperado foraminíferos, crinoideos, ostrácodos, fragmentos de braquiópodos, escolecodontos y un gasterópodo en el residuo sólido.

Conodontos: la muestra no fue productiva.

6.- 2 m de caliza arenosa con lutitas intercaladas.

7.- Banco de 2,5 m de caliza arenosa con laminación cruzada a techo. Se tomaron dos muestras para conodontos, AK1/7-1 (base del tramo) y AK1/7-2 (a 2 m de la muestra anterior).

Contenido fósil: en campo se observa un nivel de braquiópodos gigantopodúctidos a la base del tramo. El residuo sólido para triado ha producido foraminíferos y fragmentos de crinoideos. En la muestra AK1/7-1 se observan también algas calcáreas en lámina delgada.

Conodontos: la muestra AK1/7-1 produjo 76 elementos conodontales de los cuales 58 eran fragmentos que no pudieron ser identificados. El resto de los

ejemplares se pueden adscribir a *Kladognathus tenuis/complectens*, *Hindeodus cristula*, *Cavusgnathus* spp., *Gnathodus bilineatus* sspp., *Gnathodus girtyi girtyi*, *Mestognathus* spp., *Lochriea commutata* y *Syncladognathus* spp. Se obtuvieron también elementos vicariantes pertenecientes a *Kladognathus* spp. y *Syncladognathus* spp. En la muestra AK1/7-2 se obtuvieron 16 ejemplares, 12 de los cuales eran fragmentos que no se pudieron determinar taxonómicamente. Se pudieron reconocer elementos P₁ de *Hindeodus cristula*, *Gnathodus bilineatus bilineatus*, *Gnathodus bilineatus* sspp. y de *Syncladognathus* spp.

Accesorios: residuo sólido con mucho cuarzo. Presencia de limonita.

8.- 6 m de pizarras y lutitas.

9.- 8 m de calizas arenosas con granos de cuarzo.

b) Sección de Akerchi 2 (Figs. 3.1, 3.2, 3.3D, 3.7; Anexo II)

Coordenadas geográficas de la base: 33° 31' 48" N, 5° 24' 11" O

Base: se correlaciona con el banco de caliza masiva oolítica del nivel AK1/4 de la sección de Akerchi 1.

1.- 3 m de caliza masiva con estratificación cruzada. Se observan cantos de areniscas y calizas a la base del banco. Se cogieron 2 muestras para conodontos AK2/1 y Pc2769 (a la base del tramo).

Contenido fósil: concentraciones de braquiópodos gigantoproducidos hacia la base del tramo, y de braquiópodos en general. El residuo sólido para triado produjo crinoideos y foraminíferos. En la muestra Pc2769 también hay ictiolitos y moldes internos limonizados de ostrácodos.

Conodontos: la muestra AK2/1 sólo produjo 3 elementos conodontales, 2 de ellos fragmentos no identificados y 1 elemento vicariante (elemento M) de *Kladognathus* spp. En la muestra Pc2769, 23 de los 37 elementos recuperados no pudieron identificarse. El resto se corresponden con elementos de *Kladognathus tenuis/complectens*, *Hindeodus cristula*, *Gnathodus bilineatus bilineatus*, *Gnathodus bilineatus* sspp., *Gnathodus girtyi girtyi*, *Mestognathus* spp. y *Syncladognathus* spp.

Accesorios: cuarzo y limonita.

2.- 7 m de areniscas algo carbonáticas y pizarras.

3.- 7,5 m de areniscas con algo de cemento carbonático con pizarras a su base. Presentan estratificación cruzada, estratificación cruzada hummocky y laminaciones.

4.- Tramo de 4,5 m que comienza con areniscas a la base, seguido de una nivel estromatolítico, sobre el que se superponen calizas bioclásticas. Estas calizas se presentan en bancos de 0,2-0,4 m. El nivel estromatolítico, aproximadamente de 1 m de potencia, está compuesto por una alternancia de capas finas bioclásticas, caliza arenosa y bandas estromatolíticas. La muestra para conodontos Pc2770 se tomó a 0,5 m de la base del nivel.

Contenido fósil: corales rugosos solitarios y estromatolitos (en campo). El residuo sólido ha producido fragmentos de crinoideos, braquiópodos (escasos), foraminíferos, ostrácodos, gasterópodos e ictiolitos.

Conodontos: se obtuvieron 22 elementos conodontales, siendo 13 de ellos fragmentos no identificables. Se reconocieron elementos conodontales de *Idioprioniodus* spp., *Cavusgnathus navicula?*, *Cavusgnathus* spp., *Gnathodus girtyi girtyi* y *Mestognathus bipluti*.

Accesorios: en el residuo se han podido observar óxidos de hierro (limonita), pirita (escasa) y cuarzo.

5.- 4 m de caliza arenosa en bancos de 0,3-0,4 m, que se vuelven aún más arenosos hacia techo.

6.- 11 m de alternancia de caliza arenosa laminada con delgadas pasadas de caliza bioclástica similar a las del tramo 4. En los primeros 5 m hay niveles con litoclastos y bioclastos. Para conodontos se recogieron las siguientes muestras, AK2/6-1 (a 1 m de la base), Pc2773 (a 0,25 m de la muestra anterior), AK2/6-2 (a 4 m de la muestra anterior), AK2/6-3 (a 1,5 m de la muestra anterior) y AK2/6-4 (a 3,5 m de la muestra anterior).

Contenido fósil: en campo se han observado gasterópodos, crinoideos, braquiópodos gigantoproducidos (muchos de ellos en posición de vida, y alguno volcado) y corales rugosos solitarios. En cuanto al residuo sólido se han obtenido un gasterópodo (Pc2773), foraminíferos (Pc2773, AK2/6-3, AK2/6-4) e ictiolitos (Pc2773).

Conodontos: la muestra AK2/6-3 fue la única muestra no productiva. De las muestras AK2/6-1 y AK2/6-2 se obtuvieron únicamente fragmentos que no pudieron ser identificados, 1 y 2 respectivamente. En la muestra AK2/6-4, se obtuvieron 2 elementos P₂ de *Cavusgnathus* spp. y un fragmento de elemento P que no se pudo identificar.

Accesorios: cuarzo (muy abundante, en todas las muestras), grafito (en todas las muestras), limonita (AK2/6-3) y pirita (Pc2773).

7.- 2,5 m de areniscas con cemento calcáreo y estratificación cruzada.

8.- Más de 20 m de caliza arenosa. Se cogieron las muestras Pc2775 (a la base), AK2/8-1 (a 4 m de la base), AK2/8-2 (a 2 m de la muestra anterior), AK2/8-3 (a 5 m de la muestra anterior), Pc2776 (a 3,5 m de la muestra anterior), AK2/8-4 (a techo) para conodontos.

Contenido fósil: en el residuo sólido de las muestras AK2/8-1, AK2/8-2, AK2/8-3 y AK2/8-4, son comunes los foraminíferos, fragmentos de crinoideos y moldes internos de gasterópodos (estos

últimos muy abundantes en AK2/8-1). Se obtienen también braquiópodos (fundamentalmente moldes internos, AK2/8-1, AK2/8-2), briozoos (AK2/8-2), escolecodontos (AK2/8-2 y AK2/8-3) y escasos ictiolitos (Pc2776). En la muestra AK2/8-4, varios moldes internos de diversos bioclastos se encuentran piritizados.

Conodontos: las muestras Pc2775, AK2/8-2, Pc2776 y AK2/8-4 fueron productivas. En casi todas ellas se obtuvieron escasos fragmentos que no pudieron ser identificados (1, 4, 11 y 7 elementos respectivamente), excepto en la muestra Pc2776, en la que se recuperó un fragmento de un elemento de *Idioprioniodus claviger* y un elemento P₁ de *Mestognathus* spp.

Accesorios: cuarzo (en todas las muestras), grafito (AK2/8-1, AK2/8-2, AK2/8-3, AK2/8-4), limonita (AK2/8-1) y pirita (AK2/8-4).

Después de un tramo cubierto de unos 10 m de potencia, sólo se observan niveles de areniscas, con cemento silíceo.

Formación Idmarrach

Se localiza al noreste de la Formación Akerchi y fue estudiada originalmente por BERKHLI & VACHARD (2002), aunque sólo analizaron la sección de Idmarrach 1. Posteriormente, CÓZAR *et al.* (2011) remuestrearon la sección de Idmarrach 1 y levantaron dos nuevas secciones estratigráficas, Idmarrach 2 e Idmarrach 3 para el estudio de diversos grupos fósiles (foraminíferos, algas calcáreas, corales y conodontos) (Figs. 3.1, 3.2, 3.8A-B). Esta formación se caracteriza por calizas bien estratificadas y nodulosas muy bioclásticas ricas en grandes braquiópodos y corales, en las que en algunos tramos se observan secuencias estratocrecientes. Esta formación se caracteriza además, por un reducido contenido en pizarras. A techo de la formación se produce una transición a medios deltaicos registrada por los conglomerados, areniscas y pizarras de color rojizo.

a) Sección de Idmarrach 3 (Figs. 3.1, 3.2, 3.8A, 3.9)

Levantada con posterioridad a las otras dos secciones de esta formación y localizada a la base de la sección de Idmarrach 1.

Coordenadas geográficas de la base: 33° 32' 23" N, 5° 23' 43" O

Base: cubierta, pero próxima al cabalgamiento sobre la Fm Akerchi.

1.- 3 m de calizas oscuras tableadas.

Contenido fósil: en el residuo sólido se han recuperado foraminíferos, crinoideos, braquiópodos, briozoos e ictiolitos.

Conodontos: no se obtuvieron elementos conodontales de la muestra Pc3390.

Accesorios: limonita.

2.- 0,5 m de pizarras.

3.- 2 m de calizas bien estratificadas que lateralmente pasan a calizas masivas grises, micríticas y con cavidades estromatactoides.

4.- 60 m de pizarras entre los que se reconoce un nivel fino (0,4 m) de calizas micríticas.

b) Sección de Idmarrach 1 (Figs. 3.1, 3.2, 3.8A, 3.9; Anexo III)

Coordenadas geográficas de la base: 33° 32' 17" N, 5° 23' 31" O

Base: 0,33 m de conglomerados polimícticos y brechas calcáreas suprayacentes a las pizarras de la sección de Idmarrach 3.

1.- 8 m de calizas tableadas con texturas wackstone-packstone. Las capas en los seis primeros metros tienen 0,05-0,15 m de espesor, y en los dos últimos metros de 0,1-0,3 m en secuencia estratocreciente. El último banco de más de 0,4 m. Se tomaron 8 muestras, ID1/1-1 (en la base), ID1/1-2 (a 2,5 m de la muestra anterior), Pc2307 (a 1 m de la anterior), ID1/1-3 (a 2 m de la anterior), ID1/1-4 (a 1 m de la anterior), Pc2309 (a 0,5 m de la muestra anterior) y Pc2310 (a 1 m de la muestra anterior).

Contenido fósil: braquiópodos gigantoprodúctidos que localmente forman pavimentos produciendo superficies de estratificación onduladas. En algunos puntos hay colonias de corales creciendo sobre ellos. En lámina delgada se reconocen foraminíferos en todas las muestras de este nivel. Mediante el análisis del residuo sólido se han obtenido los fósiles que se enumeran a continuación según la muestra. Muestra ID1/1-1, crinoideos y foraminíferos. Muestra ID1/1-2, crinoideos, foraminíferos, gasterópodos, braquiópodos, briozoos, fragmentos de corales e ictiolitos. Muestra Pc2307, crinoideos, foraminíferos, briozoos, ostrácodos y escolecodontos. Muestra ID1/1-3, crinoideos, foraminíferos e ictiolitos. Muestra Pc2309, foraminíferos. Muestra Pc2310, crinoideos, foraminíferos y abundantes ictiolitos (incluida una vértebra). La muestra ID1/1-4 no fue productiva en bioclastos.

Conodontos: sólo se obtuvieron elementos conodontales de las muestras ID1/1-1 e ID1/1-2. La muestra ID1/1-1 produjo un fragmento de elemento de *Idioprioniodus* spp., 2 elementos P₁ de *Lochriea commutata* y 1 elemento P₁ de *Syncladognathus* spp, además de 10 fragmentos que no pudieron ser identificados. En la muestra ID1/1-2 sólo se obtuvo un ejemplar de *Lochriea commutata* y 1 fragmento no identificable.

Accesorios: la mayoría de las muestras presentan algo de limonita, pirita y en ID1/1-3 e ID1/1-4, cuarzo. En Pc2307 y Pc2310 hay grafito. Muchos moldes internos se encuentran limonitizados y piritizados. En ID1/1-2 además, se observa calcopirita.

2.- 2 m de calizas mal estratificadas con pasadas de

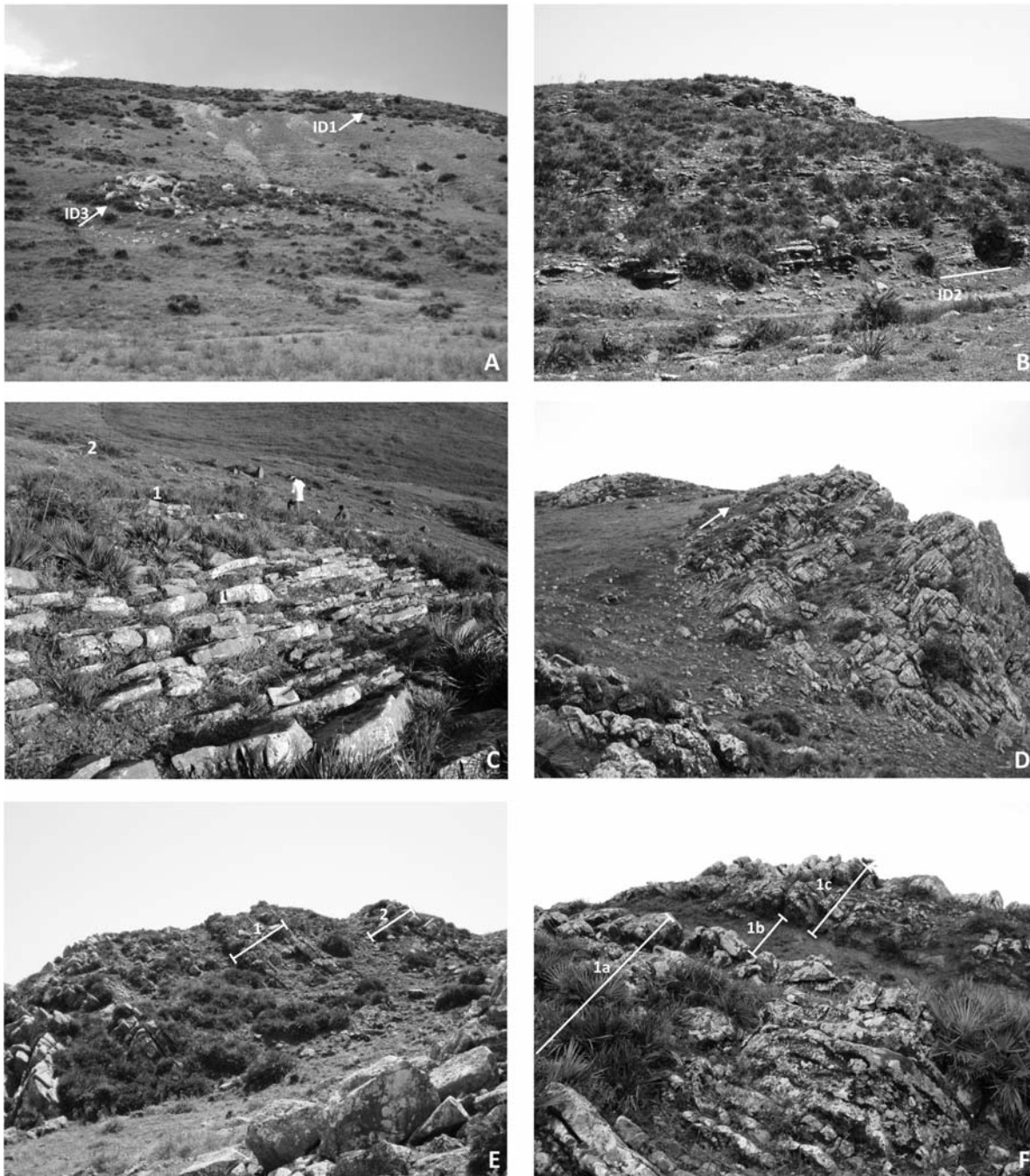


Figura 3.8.- Fotos de campo de las formaciones Idmarrach y Tirhela. A) Secciones de Idmarrach 3 e Idmarrach 1. Las flechas blancas marcan la base de las secciones. B) Sección de Idmarrach 2 tomada desde la sección de Akerchi 1. Base de la sección marcado por línea blanca. C) Sección de Idmarrach 2; transición de las calizas nodulosas con pasadas de lutitas del techo de la sección (1) a los niveles de conglomerados rojizos con cantos y areniscas que caracterizan la regresión del Bashkiriense (2). D) Sección de Tirhela, la base se sitúa a la izquierda de la foto. El primer nivel de conglomerados se indica con una flecha. E) Sección de Tirhela; parte superior de la sección donde se registra la secuencia calcárea, los niveles de conglomerados y las dos secuencias de paquetes de calizas que acaban con un nivel fino de areniscas, seguidos por pizarras y lutitas, sobre los que se encuentran sendos bancos de areniscas (1 y 2; ver Fig. 3.11). F) Sección de Tirhela; detalle de la primera secuencia de la foto anterior donde se distinguen los niveles de calizas arenosas, calizas nodulosas (muestras Pc3369-3375 y muestra Pc3372 para conodontos) y areniscas (1a), seguido de pizarras y lutitas (1b) y el banco de areniscas (1c) (ver Fig. 3.11).

pizarras. La muestra para conodontos ID1/2 se tomó a 0,5 m de la base.

Contenido fósil: los braquiópodos gigantoproducidos son muy abundantes al igual que los corales coloniales arrastrados (se reconocen los corales

Lithostrotion y muchas ramas de *Siphonodendron*). Este nivel se corresponde con un debris. El residuo sólido insoluble presenta foraminíferos y escolecodontos.

Conodontos: no se obtuvieron elementos conodontales.

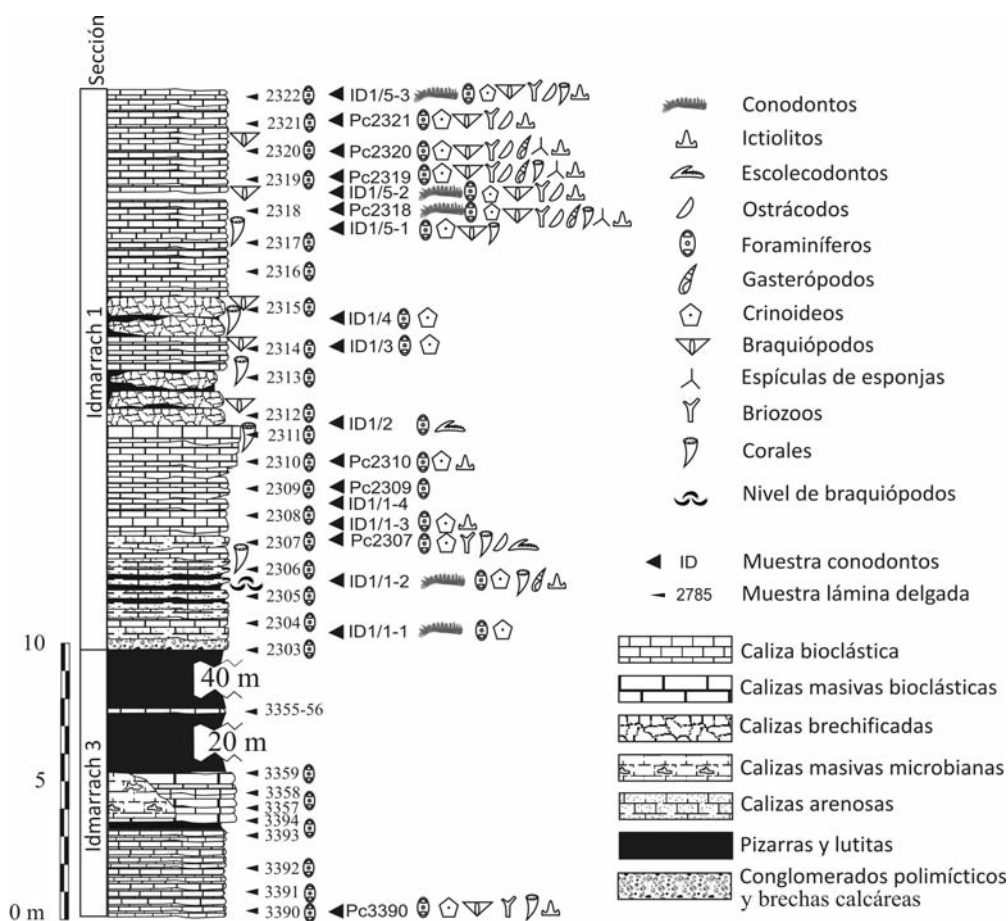


Figura 3.9.- Columna estratigráfica de las secciones Idmarrach 3 e Idmarrach 1 de la Formación Idmarrach. Con un triángulo pequeño se señalan las muestras tomadas para lámina delgada y con un triángulo grande se indican las de conodontos. En la sección, a la izquierda de las siglas de las muestras para lámina delgada se muestran los grupos fósiles reconocido en campo, a su derecha, los bioclastos observados en lámina delgada y a la derecha de las siglas de las muestras para conodontos, los bioclastos reconocidos en el residuo sólido insoluble obtenido para la extracción de los elementos conodontales. Modificada de CÓZAR *et al.* (2011).

3.- 1,2 m de calizas tableadas estratocrecientes con bancos de 0,05-0,15 m. Se tomó una muestra para conodontos (ID1/3) a 0,3 m del techo.

Contenido fósil: muchos braquiópodos gigantoproducidos y algún coral solitario. En el residuo sólido se obtienen fragmentos de crinoideos y foraminíferos.

Conodontos: la muestra no fue productiva en elementos conodontales.

Accesorios: limonita, grafito.

4.- 1,4 m de calizas mal estratificadas, semejantes a las del tramo 2. Se cogió la muestra ID1/4 para conodontos a 0,8 m del techo.

Contenido fósil: braquiópodos gigantoproducidos, corales rugosos solitarios, heterocorales. En el residuo sólido también hay crinoideos y foraminíferos.

Conodontos: no se extrajeron elementos conodontales.

Accesorios: óxidos de hierro (limonita).

5.- 7 m de calizas tableadas en bancos de 0,5-1,5 m con bases y techos irregulares y pequeños deslizamientos, sobre todo en capas finas. Se tomaron 7 muestras para conodontos, ID1/5-1 (a unos 2 m de la base), Pc2318 (a

0,5 m de la anterior), ID1/5-2 (a 0,5 m de la muestra anterior), Pc2319 (a 0,6 m de la muestra anterior), Pc2320 (a 1 m de la muestra anterior), Pc2321 (a 1 m de la muestra anterior) e ID1/5-3 (a 0,2 m del techo).

Contenido fósil: braquiópodos (muy abundantes) y corales rugosos solitarios (*Arachnolasma*, *Dybunophylum*). El residuo sólido de todas las muestras de conodontos de este nivel presenta foraminíferos, y en ID1/5-3 destaca el *incertae sedis Saccamminopsis*. Se han recuperado además, braquiópodos y crinoideos en todas las muestras, briozoos e ictiolitos en todas las muestras menos en ID1/5-1 (siendo muy abundantes los ictiolitos en las muestras Pc2318 e ID1/5-3), ostrácodos (muestras Pc2318, Pc2319, Pc2320, Pc2321, ID1/5-3), espículas de esponjas (muestras Pc2318, Pc2319, Pc2320), gasterópodos (muestras Pc2318, Pc2319, Pc2320, ID1/5-3) y fragmentos de corales (muestras ID1/5-1, Pc2319, ID1/5-3).

Conodontos: en la muestra Pc2318 se reconocen 2 elementos P₁ de *Mestognathus bipluti* y 2 de *Mestognathus* spp. La muestra ID1/5-2 produjo 2 elementos S de *Syncladognathus* spp. Por último, en la muestra ID1/5-3 se pudieron identificar elemen-

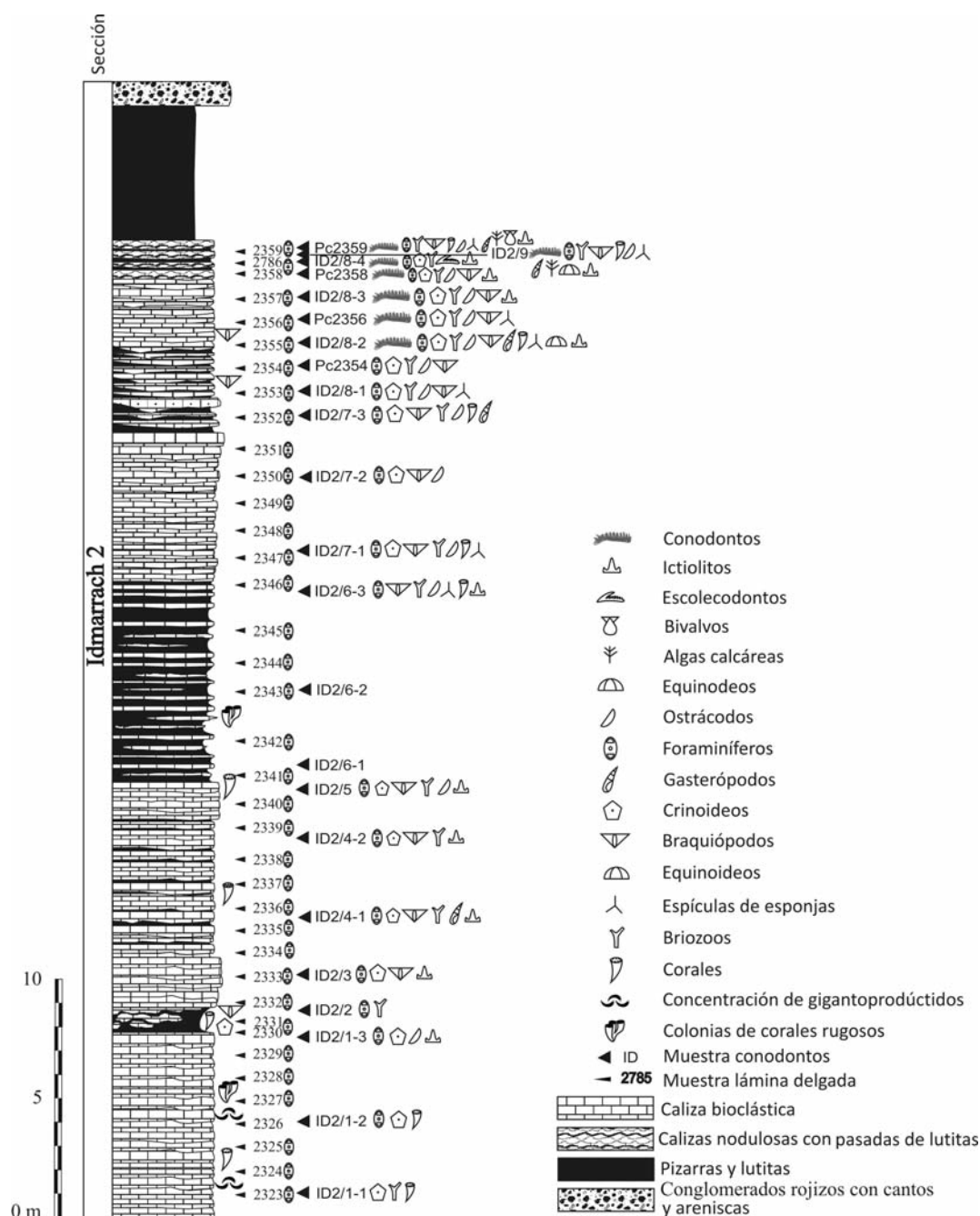


Figura 3.10.- Columna estratigráfica de la sección Idmarrach 2 de la Formación Idmarrach. Con un triángulo pequeño se señalan las muestras tomadas para lámina delgada y con un triángulo grande se indican las de conodontos. En la sección, a la izquierda de las siglas de las muestras para lámina delgada se muestran los grupos fósiles reconocidos en campo, a su derecha, los bioclastos observados en lámina delgada y a la derecha de las siglas de las muestras para conodontos, los bioclastos reconocidos en el residuo sólido insoluble obtenido para la extracción de los elementos conodontales. Modificada de CÓZAR *et al.* (2011).

tos P₁ de *Idioprioniodus* spp., *Gnathodus bilineatus*, *Gnathodus bollandensis*, *Gnathodus girtyi girtyi* y *Vogelgnathus campbelli*, así como elementos vicariantes de *Idioprioniodus* spp., *Kladognathus* spp., *Cavusgnathus* spp. y *Syncladognathus* spp.

Accesorios: pirita y limonita, en la mayoría de las muestras menos en ID1/5-2. Se encuentra fundamentalmente en moldes internos de bioclastos que están limonitizados y/o piriritizados. En la muestra

ID1/5-1 los cristales cúbicos de pirita se encuentran oxidados. Grafito.

c) Sección de Idmarrach 2 (Figs. 3.1, 3.2, 3.8B, 3.8C, 3.10; Anexo III)

Coordenadas de la base de la sección estratigráfica: 33° 31' N, 5° 23' 29" O

Base: cubierta, posiblemente un contacto mecánico.

1.- 8 m de calizas tableadas. Se tomaron 3 muestras para conodontos, ID2/1-1 (a 1 m de la base, ID2/1-2 (a 4 m del techo) e ID2/1-3 (a 0,3 m del techo).

Contenido fósil: abundantes braquiópodos gigantoprodúctidos, muchos en posición de vida mientras que en otros niveles se encuentran removilizados. En algunos niveles, grandes colonias de corales de tipo *Lithostrotion*, *Diphyphyllum*, *Siphonodendron* y sironopóridos observados en posición de vida sobre los gigantoprodúctidos. Estas colonias también se observan removilizadas pero no muy fragmentadas. Durante el triado de la muestra ID2/1-1 se han recuperado crinoideos, briozoos y fragmentos de corales. En la muestra ID2/1-2 hay foraminíferos, crinoideos y fragmentos de corales, y en ID2/1-3, foraminíferos, crinoideos, ostrácodos e ictiolitos.

Conodontos: las muestras no fueron productivas para conodontos.

Accesorios: limonita, pirita (en todas las muestras) y calcopirita (en ID2/1-2).

2.- 1 m semicubierto en los que se observan calizas nodulosas con estratificación muy irregular y bloques pequeños de 0,05-0,4 m de calizas. Niveles margosos intercalados. La muestra para conodontos ID2/2 se tomó a 0,2 m del techo.

Contenido fósil: braquiópodos gigantoprodúctidos, corales y crinoideos. En el residuo sólido hay foraminíferos y briozoos.

Conodontos: no se obtuvieron elementos conodontales.

Accesorios: pirita.

3.- 2 m de calizas tableadas, bien estratificadas con bases y techos regulares en bancos de 0,1-0,2 m. La muestra ID2/3 se tomó a 1,1 m de la base.

Contenido fósil: el residuo sólido insoluble para triado presenta foraminíferos, crinoideos, braquiópodos e ictiolitos.

Conodontos: no se obtuvieron conodontos de esta muestra.

Accesorios: pirita.

4.- 5,5 m calizas bioclásticas, con estratificación irregular, ondulosas y en bancos de 0,05-0,3 m e intercalados niveles margosos de 0,01-0,05 m. Los bancos de calizas presentan muchas variaciones en la vertical y en la horizontal. Los bioclastos están muy fragmentados y se disponen en secuencias granodecipientes. Para conodontos se cogieron las muestras ID2/4-1 (a 1,7 m de la base) e ID2/4-2 (a 0,6 m del techo).

Contenido fósil: braquiópodos gigantoprodúctidos, corales, crinoideos y *Saccamminopsis*. En el residuo sólido hay foraminíferos (muy abundantes), crinoideos, braquiópodos, briozoos e ictiolitos. En la muestra ID2/4-1, además hay gasterópodos.

Conodontos: ninguna de las muestras tomadas en este nivel fue productiva para conodontos.

Accesorios: limonita y pirita (tanto cubos como en moldes internos de bioclastos piritizados). Los moldes internos de foraminíferos biseriados son los que

se encuentran con más frecuencia limonitizados y/o piritizados.

5.- 1,5 m de calizas bien estratificadas en bancos de 0,1-0,2 m, con bastante continuidad lateral. Este tramo produce un claro resalte, por la regularidad en su estratificación. Se tomó una muestra a 0,5 m del techo (ID2/5).

Contenido fósil: abundantes braquiópodos gigantoprodúctidos, corales rugosos solitarios (*Palastrea*), crinoideos y *Saccamminopsis (incertae sedis)*. El residuo sólido insoluble presenta foraminíferos, crinoideos, braquiópodos, briozoos, ostrácodos e ictiolitos. Los foraminíferos, ostrácodos e ictiolitos son muy abundantes.

Conodontos: no se obtuvieron elementos conodontales.

6.- 8 m de alternancia de calizas y margas. Los niveles de calizas presentan 0,05-0,1 m de potencia y los de margas 0,2-0,3 m de potencia. Se tomaron 3 muestras para conodontos, ID2/6-1 (a 0,7 m de la base), ID2/6-2 (a 1,8 m de la anterior muestra) e ID2/6-3 (a 0,2 m del techo).

Contenido fósil: corales coloniales, *Saccamminopsis* (localmente muy abundantes, en niveles a 3,5-4 m de la base). Los bioclastos que se observan en el residuo sólido de la muestra ID2/6-3 son foraminíferos, braquiópodos, briozoos, fragmentos de corales, ostrácodos, espículas de esponjas y un ictiolito. El residuo sólido de las muestras ID2/6-1 e ID2/6-2 no produjo bioclastos.

Conodontos: las muestras no fueron productivas.

Accesorios: cuarzo, limonita, pirita y grafito. Muchos moldes internos de briozoos se encuentran limonitizados y/o piritizados.

7.- 6,5 m de calizas tableadas, bien estratificadas, en bancos de 0,08-0,3 m con pequeñas secuencias estrato-crecientes, y también como tendencia general. Los niveles de la base son predominantemente de 0,08 m, mientras que hacia su parte media pueden alcanzar los 0,3 m. Algunos bancos presentan tendencias de granoclasificación positiva. Los bancos calcáreos se vuelven más arenosos hacia techo, acabando en un banco de caliza arenosa con estratificación cruzada. Para conodontos se cogieron las muestras, ID2/7-1 (a 1 m de la base), ID2/7-2 (a 2,5 m del techo), ID2/7-3 (a 1,1 m del techo).

Contenido fósil: crinoideos (frecuentes a techo de los niveles), corales (fragmentos dispersos). Todas las muestras, presentan en el residuo para triado, foraminíferos, crinoideos, braquiópodos y ostrácodos. Las muestras más diversas son la de la base (ID2/7-1) y la del techo del nivel (ID2/7-3) presentando además de los anteriores bioclastos, briozoos y fragmentos de corales. La muestra ID2/7-1 también tiene espículas de esponjas y la muestra ID2/7-3, gasterópodos.

Conodontos: ninguna de las muestras fue productiva para conodontos.

Accesorios: pirita y grafito en ID2/7-1. La pirita se en-

cuentra en los moldes internos de foraminíferos piritizados o como cubos bien desarrollados en la estructura de la concha de los braquiópodos.

8.- 7m de calizas tableadas bien estratificadas, pero en paquetes más finos (0,1-0,2 m). La continuidad lateral no es muy grande. Se tomaron 4 muestras, ID2/8-1 (a 0,6 m de la base), Pc2354 (a 1 m de la anterior); ID2/8-2 (a 2 m de la anterior muestra), Pc2356 (a 1 m de la anterior muestra), ID2/8-3 (a 1 m de la anterior muestra), Pc2358 (a 1 m de la anterior muestra) e ID2/8-4 (a 1 m de la anterior muestra).

Contenido fósil: braquiópodos gigantoprodúctidos (muy abundantes), corales rugosos (más abundantes hacia el techo; con frecuencia están aplastados y silicificados). En el residuo sólido empleado para recuperar conodontos se han obtenido: foraminíferos, crinoideos y briozoos en todas las muestras, ostrácodos (en todas las muestras menos en ID2/8-4), braquiópodos (en todas las muestras menos en ID2/8-4), gasterópodos (ID2/8-2), ictiolitos (ID2/8-2, ID2/8-3, Pc2358, ID2/8-4), fragmentos de corales (ID2/8-2), esolecodontos (ID2/8-4), fragmentos de equinoideos (radiolas, ID2/8-2) y espículas de esponjas (ID2/8-1, ID2/8-2, Pc2356).

Conodontos: las únicas muestras de las que no se obtuvieron elementos conodontales fueron las muestras ID2/8-1 y Pc2354. De la muestra ID2/8-2 se recuperaron un total de 242 elementos conodontales, 107 de ellos fragmentos que no pudieron determinarse taxonómicamente. Se pudieron reconocer elementos de los taxones *Kladognathus macrodentata*, *Kladognathus tenuis/complectens*, *Hindeodus cristula*, *Hindeodus* spp., *Gnathodus bilineatus bilineatus*, *Gnathodus bollandensis*, *Gnathodus bilineatus* spp., “*Gnathodus*” *homopunctatus*, *Gnathodus* spp., *Declinognathodus inaequalis*, *Mestognathus beckmanni?*, *Mestognathus bipluti*, *Mestognathus* spp., *Lochriea commutata*, *Vogelgnathus campbelli*, *Syncladognathus libratus* y elementos P₁ de *Syncladognathus* spp., así como elementos vicariantes de *Kladognathus* spp., *Cavusgnathus* spp., de gnathodontideos e idiognathodontideos, de *Mestognathus?* spp., y de *Syncladognathus* spp.

La muestra Pc2356, presenta un número menor de conodontos, un total de 109, siendo 55 de ellos fragmentos no identificables. Los taxones que han podido reconocerse son *Kladognathus macrodentata*, *Kladognathus tenuis/complectens*, *Hindeodus cristula*, *Gnathodus bilineatus bilineatus*, “*Gnathodus*” *homopunctatus*, *Mestognathus* spp., *Lochriea commutata*, *Vogelgnathus campbelli* y elementos P₁ de *Syncladognathus* spp. Los elementos conodontales vicariantes recuperados se han asignado a *Kladognathus* spp., a los elementos vicariantes de gnathodontideos e idiognathodontideos, y a *Syncladognathus* spp.

Una de las muestras más productivas de este nivel ha sido la muestra ID2/8-3 con 584 elementos conodontales, aunque 342 de éstos son fragmentos no pu-

dieron ser identificados. Como en las muestras anteriores, los taxones que se reconocen son *Kladognathus macrodentata*, *Kladognathus tenuis/complectens*, *Hindeodus cristula*, *Gnathodus bilineatus bilineatus*, *Gnathodus bollandensis*, *Gnathodus girtyi girtyi*, *Gnathodus girtyi meischneri?*, “*Gnathodus*” *homopunctatus*, *Declinognathodus inaequalis*, *Mestognathus* spp., *Lochriea commutata*, *Vogelgnathus campbelli* y elementos P₁ de *Syncladognathus* spp. Los elementos S, M y P₂, considerados como vicariantes han podido incluirse dentro de *Kladognathus* spp., de los elementos vicariantes de gnathodontideos e idiognathodontideos, y *Syncladognathus* spp.

Por último, las dos muestras con un menor número de ejemplares de este intervalo son las muestras Pc2358 e ID2/8-4, con 28 y 18 elementos en total, respectivamente. En la primera se han podido identificar elementos *Idioprioniodus* spp., *Kladognathus macrodentata*, *Kladognathus* spp., *Hindeodus cristula*, *Hindeodus* spp., *Cavusgnathus* spp., *Gnathodus bilineatus* spp., “*Gnathodus*” *homopunctatus*, *Declinognathodus inaequalis*, *Mestognathus* spp., *Lochriea commutata*, así como elementos vicariantes de *Kladognathus* spp., *Cavusgnathus* spp. y *Syncladognathus* spp. En ID2/8-4, se recuperaron 7 fragmentos que no pudieron identificarse y el resto de los elementos se asignaron a *Hindeodus cristula*, *Gnathodus bollandensis* y *Lochriea commutata*. Los elementos vicariantes reconocidos pertenecen a *Kladognathus* spp. y *Syncladognathus* spp.

Accesorios: limonita (en todas las muestras menos en ID2/8-1 e ID2/8-2) y pirita (en todas las muestras, en moldes internos de bioclastos piritizados) y grafito (ID2/8-2, ID2/8-3, Pc2358).

9.- 1,2 m de calizas margosas y de tono rojizo. Se tomaron dos muestras para conodontos, ID2/9 (a 0,2 m de la base) y Pc2359 (a 0,5 m del techo).

Contenido fósil: abundantes braquiópodos gigantoprodúctidos y corales. El residuo sólido de ambas muestras es bastante diverso pero la abundancia de los bioclastos es baja. Las muestras presentan: foraminíferos briozoos, braquiópodos, fragmentos de corales, espículas de esponjas, ostrácodos, algas calcáreas, gasterópodos e ictiolitos (fundamentalmente dientes, aunque en ID2/9 también se ha obtenido una vértebra). En la muestra Pc2359 también hay bivalvos.

Conodontos: la muestra ID2/9 produjo un total de 14 elementos conodontales de los cuales 6 se corresponden con fragmentos que no pudieron determinarse taxonómicamente. Se pudieron reconocer los siguientes taxones, *Kladognathus* spp., *Hindeodus cristula*, y *Syncladognathus* spp. La muestra Pc2359 resultó ser muy pobre en conodontos, obteniéndose sólo 6 elementos, siendo la mitad fragmentos no identificables. Los taxones que se pudieron reconocer son *Cavusgnathus* spp., *Gnathodus girtyi rhodesi* y *Syncladognathus* spp.

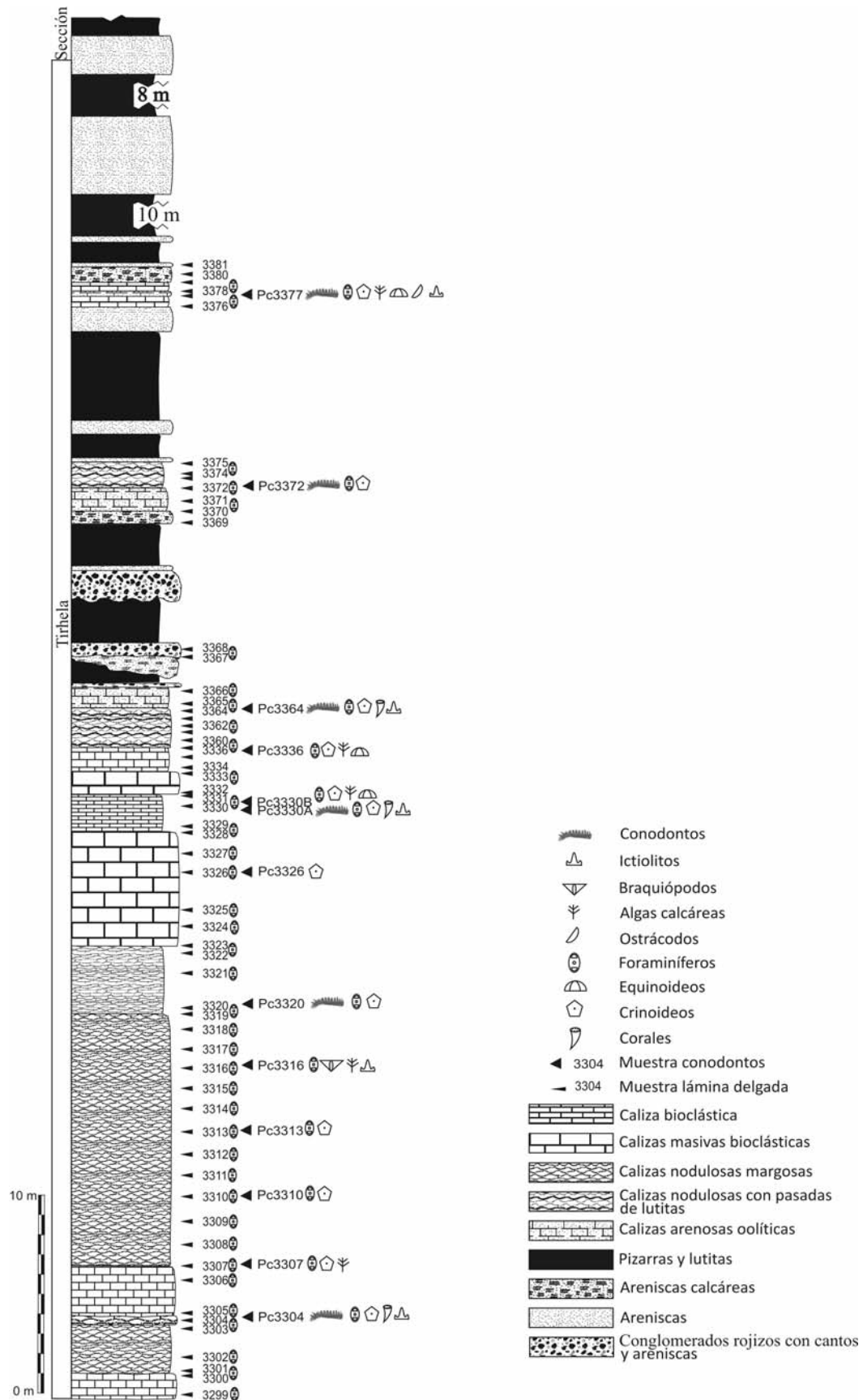


Figura 3.11.- Columna estratigráfica de la Formación Tirhela. Con un triángulo pequeño se señalan las muestras tomadas para lámina delgada y con un triángulo grande se indican las de conodontos. En la sección, a la derecha de las siglas de las muestras para lámina delgada se muestran los bioclastos observados en éstas y a la derecha de las siglas de las muestras para conodontos, los bioclastos reconocidos en el residuo sólido insoluble obtenido para la extracción de los elementos conodontales. Modificada de CÓZAR *et al.* (2011).

10.- 5,5 m de pizarras y lutitas.

11.- 1 m de conglomerados polimícticos de color rojizo.

Formación Tirhela

Esta formación se caracteriza por calizas marinas con abundantes braquiópodos gigantoprodúctidos en su parte inferior seguidas por las facies continentales equivalentes a las del techo de la sección de Idmarrach 2 pero mucho mejor desarrolladas, en las que se observan niveles carbonatados intercalados (Fig. 3.8D-F).

Sección de Tirhela (Figs. 3.1, 3.2, 3.8D, 3.8E, 3.8F, 3.11; Anexo IV)

Coordenadas geográficas de la base): 33° 33' N, 5° 23' 29"

Base: cubierta por coluviones cuaternarios.

1.- 1 m de calizas bioclásticas.

2.- 3 m de calizas nodulosas margosas en bancos estratodecrecientes. La muestra Pc3304 para conodontos se tomó a la base del último banco.

Contenido fósil: el residuo sólido obtenido después del tratamiento químico ha proporcionado foraminíferos, crinoideos, restos de corales e ictiolitos.

Conodontos: se obtuvieron 2 elementos S de *Syncladognathus* spp. y un elemento S sin identificar.

Accesorios: limonita, grafito.

3.- 2,5 m de calizas bioclásticas.

4.- 15 m de calizas nodulosas margosas. Se tomaron 4 muestras a lo largo del tramo, Pc3307, Pc3310, Pc3313 y Pc3316.

Contenido fósil: el residuo sólido para triar de las muestra Pc3307 ha producido crinoideos, foraminíferos y algas calcáreas. Las muestras Pc3310 y Pc3313 presentan foraminíferos y crinoideos. En la muestra Pc3316 hay foraminíferos, braquiópodos, algas calcáreas e ictiolitos. En todas ellas la diversidad y abundancia de bioclastos es baja.

Conodontos: las muestras no fueron productivas.

Accesorios: en las muestras Pc3307, Pc3310 y Pc3313 es común la limonita. En la muestra Pc3310 la piritita es común, incluso algunos cristales se encuentran oxidados. Las muestras Pc3307 y Pc3313 también presentan cuarzo. Algunos componentes bioclásticos de la muestra Pc3316 se encuentran hematitizados.

5.- 3,5 m de calizas nodulosas con menos contenido en margas. Se tomó la muestra Pc3320 hacia la base del tramo.

Contenido fósil: foraminíferos y fragmentos de crinoideos.

Conodontos: se obtuvo un elemento S de *Syncladognathus* spp.

Accesorios: limonita (escasa).

6.- 6 m de calizas masivas bioclásticas. Se tomó una muestra (Pc3326) para conodontos.

Contenido fósil: escasos fragmentos de crinoideos.

Conodontos: no se recuperaron conodontos de la muestra.

Accesorios: limonita, cuarzo.

7.- 2 m de calizas bioclásticas finamente estratificadas. Se cogieron las muestras Pc3330A y Pc3330B.

Contenido fósil: del residuo sólido la muestra Pc3330A se extrajeron foraminíferos, crinoideos, algas calcáreas, fragmentos de corales e ictiolitos. La muestra Pc3330B ha proporcionado foraminíferos, crinoideos, algas calcáreas y equinoideos (radiolas).

Conodontos: sólo la muestra Pc3330A fue productiva recuperándose un elemento M de *Kladognathus* spp.

Accesorios: en ambas muestras se observa limonita y algo de cuarzo en el residuo sólido. Además se observan bioclastos de color rojizo-anaranjado por encontrarse limonitizados o hematitizados.

8.- 1,5 m de caliza bioclástica masiva.

9.- 1,5 m de caliza bioclástica. Se tomó una muestra para conodontos a techo del nivel (Pc3336).

Contenido fósil: se han reconocido en el residuo sólido fragmentos de foraminíferos, crinoideos, equinoideos y algas calcáreas.

Conodontos: la muestra no fue productiva en elementos conodontales.

10.- 2 m de calizas nodulosas con pasadas de lutitas. La muestra Pc3364 se tomó a techo del nivel.

Contenido fósil: en el residuo se han reconocido foraminíferos, crinoideos, algas calcáreas, fragmentos de corales e ictiolitos.

Conodontos: se obtuvo un elemento P₁ de *Mestognathus* spp. y un fragmento de elemento S sin identificar.

Accesorios: limonita. Algunos foraminíferos son de color rosáceo por la presencia de óxidos de hierro.

11.- 1,5 m de caliza arenosa oolítica.

12.- 0,3 m de conglomerados rojizos con cantos y areniscas.

13.- 1 a 2 m de pizarras y lutitas.

14.- 0,5 a 1,5 m de areniscas calcáreas con base erosiva y canalizada y variación de su tamaño lateralmente.

15.- 1 m de conglomerados rojizos con cantos y areniscas.

16.- 2, 2 m de pizarras y lutitas.

17.- 1, 6 m de conglomerados rojizos con cantos y areniscas con base canalizada.

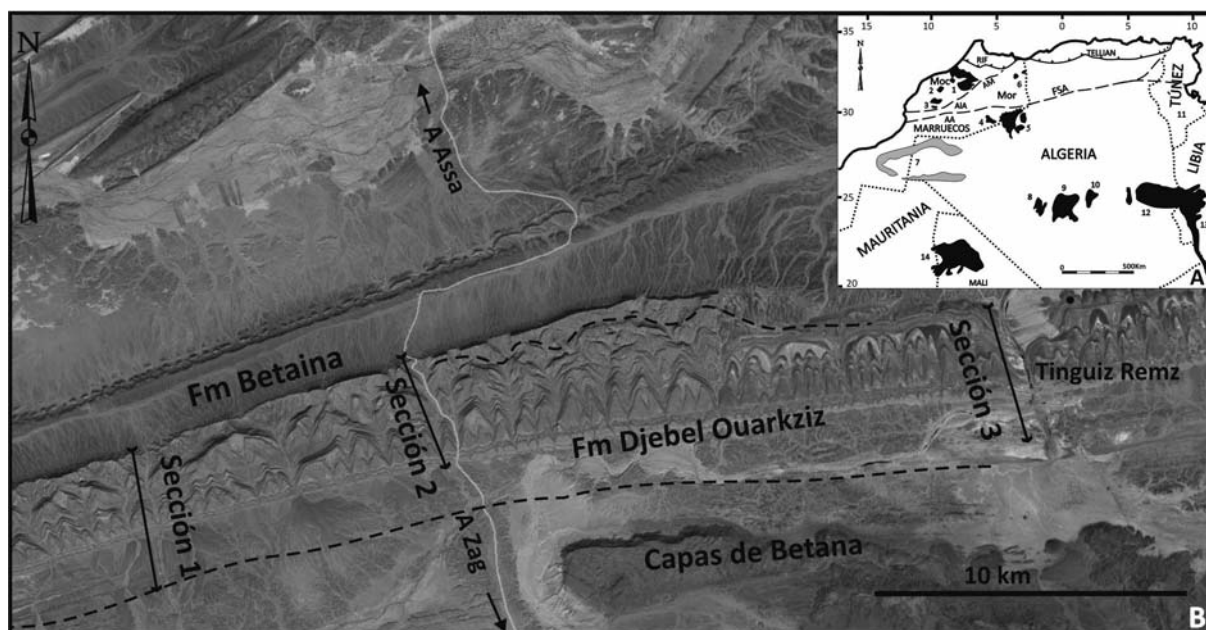


Figura 3.12.- A) Ubicación de las cuencas principales de Marruecos, Algeria, Libia y Túnez. 1. Macizo Central (Azrou-Khenifra), 2. Rehamna, 3. Jebilet, 4. Tafilalt, 5. Béchar, 6. Jerada, 7. Tindouf, 8. Reggan, 9. Ahnet, 10. Mouydir, 11. Carbonífero sub-superficial, 12. Illizi-Ghamades, 13. Serdeles, 14. Taoudenni. AA: Anti-Atlas, AIA: Alto Atlas, AM: Atlas Medio, F: Fom Defili, FSA: Frente Sud-Atlásico, MOc: Meseta Occidental, MOR: Meseta Oriental. B) Localización de las tres secciones estratigráficas en el área de Tinguiz Remz. Límites de las formaciones marcados como líneas discontinuas. Modificada de CÓZAR *et al.* (2014c).

18.- 2 m de pizarras y lutitas.

19.- 1 m de areniscas calcáreas.

20.- 1,1 m de calizas arenosas oolíticas. La muestra Pc3372 se tomó a techo del tramo.

Contenido fósil: el residuo de esta muestra está formado en más de un 65% por foraminíferos. Se observan además, crinoideos.

Conodontos: esta muestra produjo un elemento S de *Kladognathus* spp., un elemento P₁ de *Syncladognathus* spp. y un fragmento de elemento S que no ha podido identificarse.

Accesorios: limonita y pirita.

21.- 1,8 m de calizas nodulosas con pasadas de lutitas.

22.- 0,2 m areniscas.

23.- 1,2 m de pizarras y lutitas.

24.- 0,8 m de areniscas.

25.- 4,5 m de pizarras y lutitas.

26.- 1,1 m de areniscas.

27.- 1 m de calizas arenosas oolíticas. Hacia la mitad del nivel se tomó la muestra Pc3377.

Contenido fósil: el triado de la muestra Pc3377 ha producido foraminíferos, crinoideos (abundantes), radiolas de equinoideos, ostrácodos, algas calcáreas e ictiolitos.

Conodontos: de la muestra Pc3377 se han podido recuperar dos elementos P₁ y un elemento S₀ de *Hindeodus cristula* y 2 fragmentos de elementos S que no se han podido determinar taxonómicamente.

Accesorios: en el residuo sólido se observa limonita. Algunos bioclastos se encuentran hematitizados.

28.- 0,8 m de areniscas calcáreas.

29.- 0,2 m de areniscas.

30.- 1 m de pizarras y lutitas.

31.- 0,2 m de areniscas.

32.- 10 m de pizarras y lutitas.

33.- 4 m de areniscas.

34.- 8 m de pizarras y lutitas.

35.- 2 m de areniscas.

3.2.- Cuenca de Tindouf

En SOMERVILLE *et al.* (2013), RODRÍGUEZ *et al.* (2013a, b) y CÓZAR *et al.* (2014a, b, c) se recoge gran parte de la información estratigráfica y paleontológica que se presenta a continuación sobre esta cuenca. En la columna estratigráfica compuesta de Tinguiz Remz recogida en esta sección se encuentran registradas parte de la Formación Betaina y la Formación Ouarkiz (CONRAD, 1985).

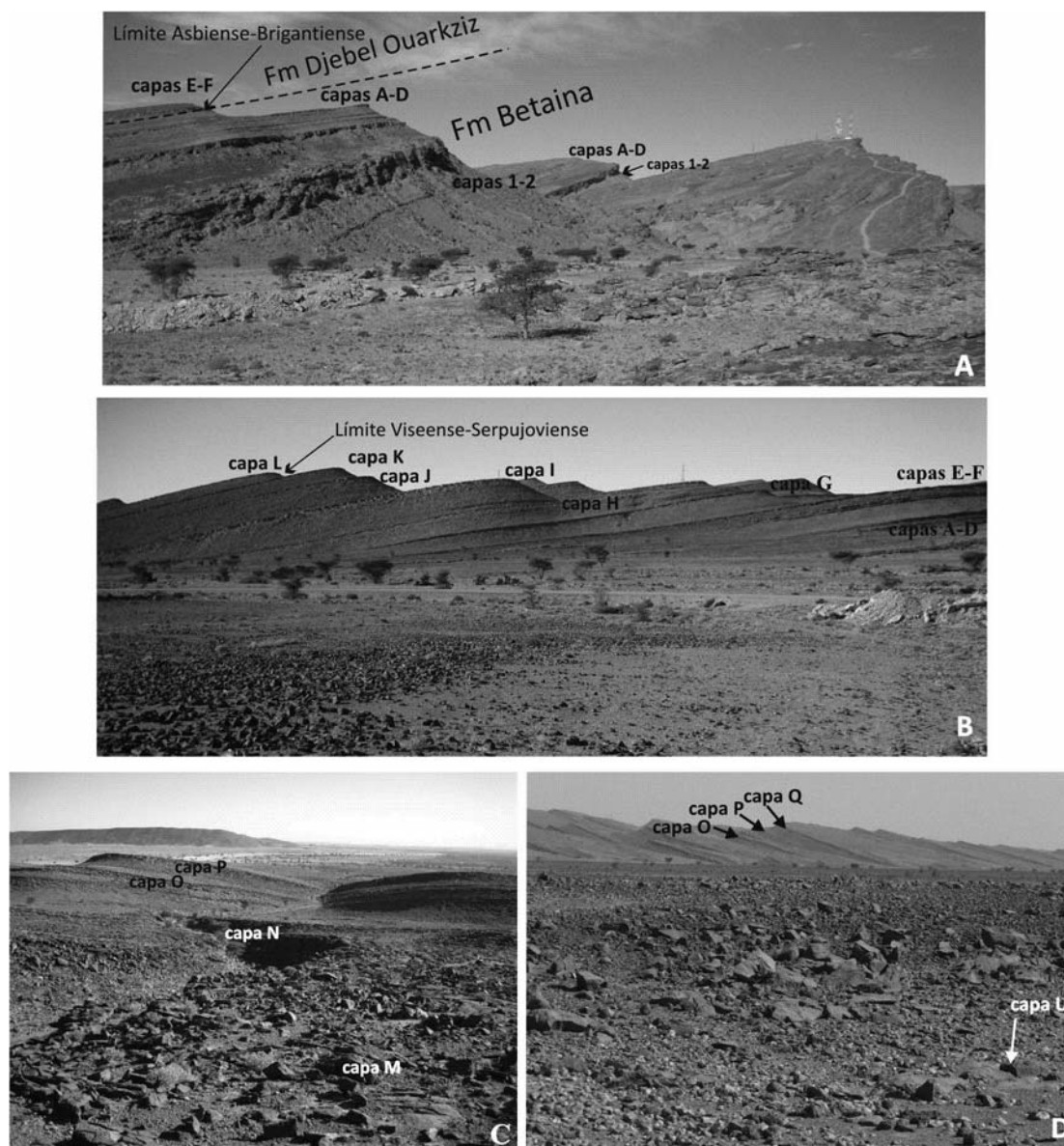


Figura 3.13.-Fotos de campo de la sucesión de Tinguiz Remz en el flanco norte del Sinclinal de Tindouf. A) Escarpe principal de la cadena montañosa de Ouarkiz; por encima se localiza el límite de las formaciones Betaina y Ouarkiz. B) Aspecto cíclico típico en la parte intermedia de la sucesión (capas A a M; sección 2). C) Ciclos superiores del miembro inferior de la Formación Ouarkiz en la sección 3 (capas M a P). D) Biostratipo de la capa U en primera imagen (sección 1); en la parte posterior de la imagen se observan los escarpes que constituyen los ciclos más jóvenes del miembro inferior de la Fm. Djebel Ouarkiz (capas O a Q). Situado entre ambos se encuentran sedimentos recientes que cubren gran parte de las capas del Miembro Medio Ouarkiz. Modificada de CÓZAR *et al.* (2014c).

Las 3 columnas estratigráficas para la elaboración de la sección compuesta se levantaron en el flanco N del sinclinal que compone la cuenca de Tindouf. Se disponen de oeste a este y la distancia entre la primera sección y la 3 es de 27 km en total. La sección principal es la sección 2 (Fig. 3.12, 3.13A-B; 28°24'20" N, 9°24'04" O) y se sitúa en la carretera de Assa a Zag, siendo la más accesible, donde se han muestreado la mayor parte de los niveles. En esta sección se estudiaron las capas 1 de la Fm. Betaina y A-P de las formaciones Betaina y Ouarkiz. La sección 3 (Fig. 3.12, 3.13C; 28°26'06" N, 9°13'43" O) se localiza a 17,5 km al E de la anterior, en el valle de Tinguiz Remz y en el wadi adyacente, en la misma área que la descrita por

MAMET *et al.* (1966) y se analizaron las capas O-T. Por último, en un valle de dirección N-S y en la planicie al S, se levantó la sección 1 (Fig. 3.12, 3.13C; 28°21'20" N, 9°29'04" O), localizada a 9,5 km de la carretera principal. Se estudiaron en detalle las capas 2, de la Fm Betaina, y T, U y V de la Fm Djebel Ouarkiz. Las capas E-R, que se corresponden con la parte central de la sección compuesta, fueron intersectadas en cada sección pero, tanto las capas más antiguas como más modernas tienen una exposición variable. Los niveles carbonatados de cada ciclo se muestrearon para foraminíferos, algas calcáreas, corales rugosos y conodontos (SOMERVILLE *et al.*, 2013; RODRÍGUEZ *et al.*, 2013a, b; CÓZAR *et al.*, 2014a, b, c).

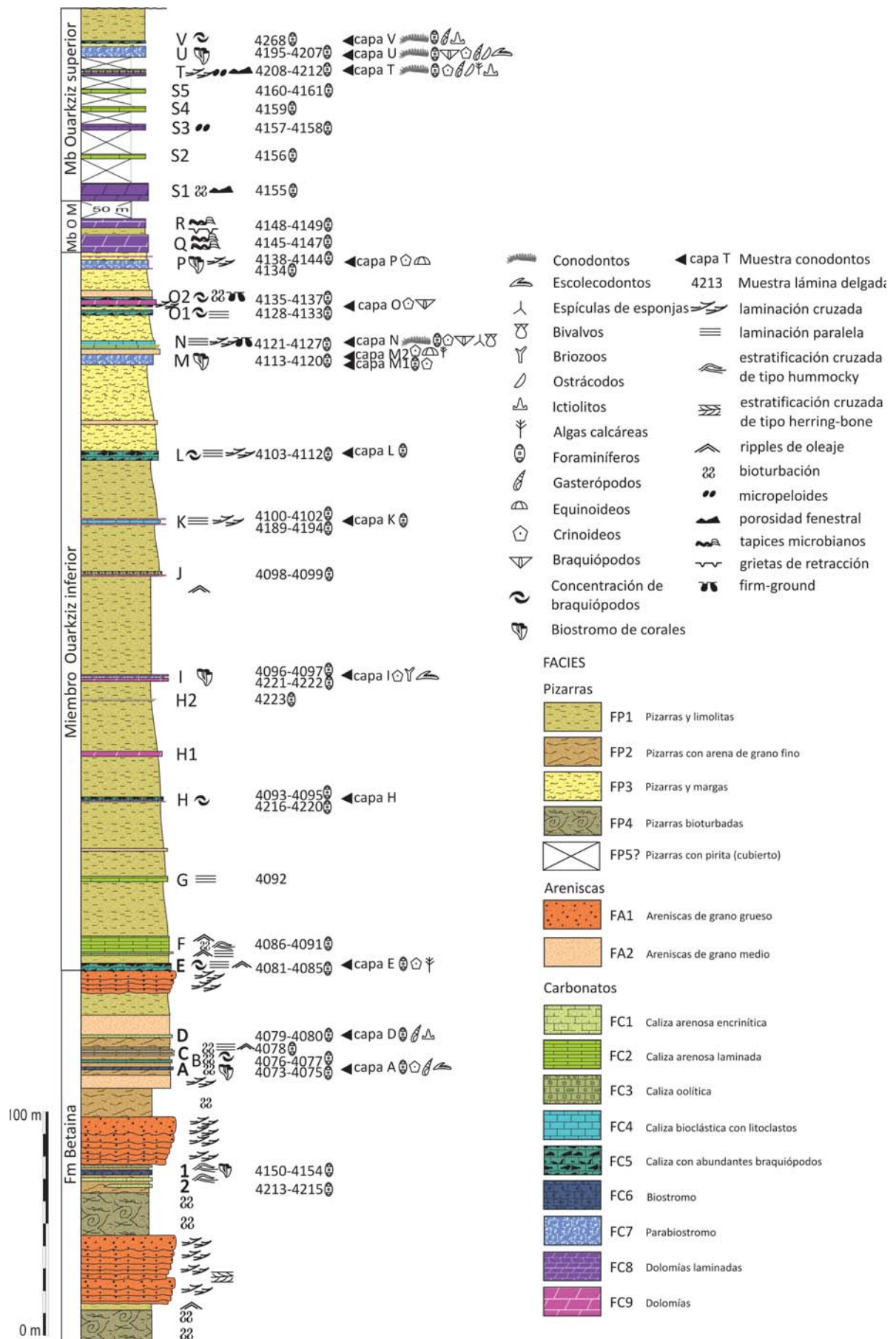


Figura 3.14.- Columna estratigráfica compuesta de la sección en Tinguiz Remz y en la carretera principal a Zag. Con un triángulo grande se indican las muestras para conodontos. M O Mb=Miembro Ouarkiz Medio.

Sección compuesta de Tinguiz Remz y de la carretera a Zag

La sucesión es fundamentalmente silicilástica con niveles carbonatados intercalados en el Viseense superior, Serpujoviense (ambos del Misisípico) y Bashkiriense basal (Pensilvánico) y es representativa de ambientes marinos someros a poco profundos (Fig. 3.14). Presenta un marcado carácter cíclico en el que se registra un evento regresivo mayor, definido por sedimentos de la plataforma externa en la parte inferior de la sucesión (Viseense) que pasan a depósitos dentro de una plataforma media a interna durante gran parte de la sucesión y que a techo presenta areniscas continentales del Bashkiriense (formaciones Réouina y Merkala, estudiadas en detalle por CAVAROC *et al.*, 1976), interpretadas como depósitos fluviodeltáicos, culminando así la sedimentación marina que caracteriza al Misisípico y parte del Bashkiriense basal en esta cuenca. Internamente, CÓZAR *et al.* (2014c) reconocieron igualmente, una ciclicidad de alta frecuencia, con varios ciclos transgresivos-regresivos (T-R) cuya base vendría definida por la presencia de niveles de carbonatos. En cada ciclo, los niveles carbonatados han sido designados con números (1 y 2) o con letras (A a V) (Fig. 3.14). Basándose en los trabajos previos en la cuenca (HOLLARD & JACQUEMONT, 1956; MAMET *et al.*, 1966; CONRAD, 1985; SEBBAR *et al.*, 2000; VILLENUEVE, 2005), CÓZAR *et al.* (2014a) consideraron que los niveles carbonatados 1 y 2 pertenecían a la Formación Betaina y que ésta se extendía hasta la potente secuencia de areniscas de grano grueso que se localiza por encima de estos niveles. La Formación Ouarkiz incluiría el resto de niveles carbonatados (capas A a V). CÓZAR *et al.* (2014c) redefinieron las bases y techos de estas formaciones para la sección de Tinguiz Remz al correlacionar la secciones estudiadas por ellos en esta zona del flanco norte del sinclinal de Tindouf con la sección de Fouta Djallil estudiada por CONRAD & LEGRAND BLAIN (1971), CONRAD (1972a, b), LEGRAND-BLAIN (braquiópodos, 1973, 1987), LYS (foraminíferos, 1979) y CÓZAR *et al.* (2014a) situada al noreste del mismo flanco y con las secciones estudiadas por SEBBAR (2000) y SEBBAR *et al.* (2000) en el flanco sur del sinclinal.

En general, la sucesión (Fig. 3.14) se caracteriza por pizarras y pizarras con niveles intercalados de areniscas y carbonatos; a techo, estos niveles de pizarras se vuelven progresivamente menos potentes y escasos (CÓZAR *et al.*, 2014c). En esta parte superior se observan niveles margosos de color rojizo a amarillo. Los niveles de areniscas que caracterizan la parte inferior de la sucesión son de grano grueso, de color marrón y no son fosilíferos. Estos niveles son continuos pero varían de potencia a lo largo de las secciones, siendo los de mayor potencia los de la sección 2. De esta forma, los niveles de areniscas que se encuentran por debajo de la capa A son más finos hacia el este (sección 3), mientras que los que se encuentran entre las capas 1 y E, son menos potentes hacia el oeste (sección 1). Hacia el tramo superior de la sección,

se registran algunos niveles más finos de areniscas (bajo la capa de caliza H y por encima de la capa O). No se reconocen secuencias granulométricas en estos niveles finos de areniscas. Por último, los niveles carbonatados están compuestos por calizas, calizas arenosas, calizas dolomitizadas y dolomías. Estas dos últimas litologías son más abundantes hacia la parte superior del intervalo, mientras que las calizas arenosas son más comunes hacia la parte inferior. Aunque las capas de calizas 1-O se reconocen en todas las secciones con una potencia, facies y contenido fosilífero uniformes, CÓZAR *et al.* (2014c) también observan cambios laterales en los niveles de carbonatos. Las capas de calizas B y C se encuentran mal preservadas hacia el este, en la sección 1, mientras que la capa H2 sólo se registra en esta misma sección.

En la base de las secciones levantadas se encuentran las pizarras y limolitas de la Formación Betaina que se extienden por lo menos, 150 m y en las que la bioturbación y el contenido fosilífero son escasos y en la que los niveles carbonatados o lentejones calcáreos no se registran en la zona de Tinguiz Remz.

CÓZAR *et al.* (2014c) realizaron un estudio de las litofacies de toda la sucesión y un análisis detallado de las microfacies de las capas carbonatadas presentes en las formaciones Betaina y Djebel Ouarkiz. Reconocieron 4 facies de pizarras, dos de areniscas y 9 de carbonatos (Fig. 3.14). En la Figuras 3.15 y 3.16 se exponen en una tabla todas las características litológicas, paleontológicas y de microfacies que caracterizan a cada una de las facies reconocidas en los distintos niveles de las secciones.

A continuación se describen únicamente los niveles carbonatados de los distintos ciclos de las formaciones Betaina y Djebel Ouarkiz y los datos obtenidos de las muestras para conodontos, como la presencia o ausencia de este grupo fósil (Anexo V) y, el contenido fósil y los minerales accesorios obtenidos del triado del residuo sólido insoluble del que se extraen los elementos conodontales.

1.- Capas 2-1 (Formación Betaina)

Calizas arenosas encriníticas tipo packstone.

Contenido fósil: crinoideos, grandes fragmentos de braquiópodos, briozoos y ostrácodos. En la capa 1 se encuentra el primer biostromo de corales rugosos, con la mayoría de los ejemplares en posición de vida. Presenta una gran continuidad lateral en la región, registrándose en las 3 secciones (RODRÍGUEZ *et al.*, 2013a; CÓZAR *et al.*, 2014a).

2.- Capas A-D (Formación Betaina)

Calizas arenosas, fundamentalmente de tipo packstone-wackestone. Se tomaron muestras para conodontos en las capas A y D.

Contenido fósil: predominan los corales y los fragmentos de braquiópodos son escasos. En la capa A hay un segundo biostromo con la mayoría de los co-

Facies	Nombre	Componentes principales	Características principales	Posición en la columna estratigráfica
FP1	Pizarras y limolitas	Raros a ausentes	De color verde claro a oscuro. Ausencia de bioturbación y estructuras sedimentarias. Ausencia virtual de fósiles	Entre capas de calizas D-L, Q-R y por encima de la capa V
FP2	Pizarras con arenas de grano fino	Braquiópodos, crinoides y restos de plantas escasos	Intercaladas con niveles poco potentes de areniscas. Laminación paralela, estratificación cruzada y hummocky. Débilmente bioturbadas	Entre las capas de calizas 2 y D
FP3	Pizarras y margas	Raros a ausentes	De color rojizo a amarillo	Entre las capas de calizas L y Q
FP4	Pizarras bioturbadas	Braquiópodos, crinoides e icnofósiles	Pizarras de grano medio intensamente bioturbadas. Niveles finos de areniscas con icnofósiles y ripples de oleaje. Potencia combinada total: 45 m	Por debajo de la capa de caliza 2 de la Fm. Betaina
FP5	Pizarras con piritita	Ausentes	Cubierto en gran parte, bien expuestas en Fourn Defili. Pizarras con piritita de color gris oscuro a verde, con lentejones de yeso de origen secundario	En la parte superior de la sección. Entre las capas de calizas R y U
FA1	Areniscas de grano grueso	Ausentes	Paquetes gruesos (6-45 m) compuestos por varias capas más finas de areniscas (0,2-1,2 m) y secuencia estratocreciente. Potencia varía lateralmente. Base ligeramente erosiva. Estratificación cruzada común, localmente de tipo herring-bone.	Parte inferior de la sección compuesta, en la Fm. Betaina
FA2	Areniscas de grano medio	Ausentes	Paquetes tabulares compuestos de pocos niveles individuales de 0,5 m de potencia. Sin estructuras sedimentarias ni tendencias en la granulometría	En la parte superior de la Fm. Betaina (entre las capas de calizas 1 y E) y en el Mb. Inferior de la Fm Ouarkiz (por debajo de la capa N y por encima de la capa O2)
FC1	Calizas arenosas encriníticas	Crinoides, granos de cuarzo, braquiópodos, briozoos, ostrácodos	Paquetes de hasta 2 m de potencia compuestos por niveles individuales de 0,2-0,3 m. Packstones (wackestones y grainstones raros) con laminación paralela y cruzada. Bioclastos fragmentados. Ripples de oleaje. Bioturbados. Intercalados entre pizarras o niveles finos de areniscas.	En capas 2, 1, C, D, E y N
FC2	Calizas arenosas/biolásticas con laminaciones	Granos de cuarzo, peloides	Micritas arenosas bioturbadas con pocas bandas biolásticas packstone-wackestone. Ripples de oleaje y laminación cruzada en el techo de los niveles individuales (0,1-0,15 m) de las capas F y G. Niveles arenosos (0,2-0,25 m) con laminación cruzada de tipo hummocky. Capa N formada por niveles individuales en paquetes de 0,5-1 m separados por shale partings	En capas F, G, N, S2, S4 y S5
FC3	Calizas oolíticas	Ooides	Niveles calizos masivos (0,4-0,5 m de potencia) por lo general amalgamados en paquetes de 2,5 m de potencia. Ooides radiales largos (capa J) y ooides superficiales pequeños (capas H2 y T). Secuencias granodecrecientes	En capas H2, J y T
FC4	Calizas biolásticas y litoclásticas	Crinoides, braquiópodos, intraclastos, foraminíferos, moluscos	Niveles gruesos (0,8-2 m) de calizas packstone a wackestone amalgamados, con secuencias granodecrecientes. Niveles individuales ricos en bioclastos con fragmentación baja a moderada. Niveles dolomitizados comunes. Estructuras tipo Thalassinoides en el techo de la capa N	En capas K y N
FC5	Calizas ricas en braquiópodos	Braquiópodos, crinoides	Niveles individuales de caliza masiva (0,4-1,6 m) amalgamados en paquetes de 1-4,5 m de potencia separados por shale partings. Algunos niveles dolomitizados. Calizas wackestone a grainstone; floatstone/rudstone en algunos niveles. Foraminíferos, intraclastos, ooides y peloides comunes. Laminación paralela común con laminación cruzada y secuencias granodecrecientes locales. Bandas de braquiópodos gigantoproducidos a techo de los niveles, la mayoría en posición de vida. A techo de la capa O2, hay corales solitarios silicificados, braquiópodos y burrows asociados a minerales de hierro removilizados.	En capas B, E, H, L, O1, O2 y V

Figura 3.15.- Principales litofacies reconocidas en el área de Tinguiz Remz. Modificado de CÓZAR *et al.* (2014c).

rales en posición de vida. Este biostromo no se registra en la sección 1. En esta capa, en el residuo sólido también hay foraminíferos, escolecodontos, moldes internos de gasterópodos y crinoideos. En la capa B, los braquiópodos son más abundantes. En la capa D se han recuperado mediante triado del residuo sólido, foraminíferos, ictiolitos y moldes internos de

gasterópodos. Los foraminíferos y algas calcáreas son comunes en todas las capas.

Conodontos: las muestras no fueron productivas.

Accesorios: limonita (escasa).

3.- Capa E (Desde estos niveles todas las capas de carbonatos en adelante pertenecen a la Formación Ouarkiz).

Facies	Nombre	Componentes principales	Características principales	Posición en la columna estratigráfica
FC6	Biostromo	Corales rugosos fasciculados	Mayoría de colonias en posición de vida, escasas volcadas dentro de una matriz de tipo wackestone, arenosa rica en crinoides y braquiópodos. Granos sin selección y fragmentación baja.	En capas 1 y A
FC7	Parabiostromo	Corales rugosos fasciculados, masivos y coloniales, crinoides, braquiópodos, foraminíferos	Colonias rotas y transportadas dentro de una matriz de tipo wackestone/packstone, muy bioclástica. Bioclastos fragmentados y selección baja.	En capas 1, M, P y U
FC8	Dolomicritas laminadas	Crinoides, braquiópodos, granos con envueltas micríticas, ostrácodos	Paquetes (hasta 8 m de potencia) de calizas de tipo mudstone peloidal y dolomicritas (0,2-0,3 m) con escasas bandas bioclásticas de poca potencia. Tapices microbianos de cianobacterias y porosidad fenestral (capas Q, R y S3), y grietas de retracción (capa Q). Bioturbación, porosidad fenestral, ooides superficiales, intraclastos y peloides en capa T	En capas Q, R, S1, S3 y T
FC9	Dolomías	Ausentes	Dolomías y calizas dolomitizadas. Las dolomías son más abundantes y con mayor potencia (4-8 m) en la parte superior de la sección (capa O2). Las calizas dolomitizadas (1-4 m de potencia) presentan niveles individuales dolomitizados. Fantasmas de bioclastos y estructuras	En capas H, H1, I, J, K, O2 y P

Figura 3.16.- Principales litofacies reconocidas en el área de Tinguiz Remz (continuación). Modificado de CÓZAR *et al.* (2014c).

Caliza de tipo packstone. Disminuye el contenido en siliciclásticos, implicando un cambio en la sedimentación. Los foraminíferos y los ooides son muy abundantes en algunos niveles. Es común que algunos bioclastos se encuentren micritizados y los peloides son abundantes.

Contenido fósil: foraminíferos, algas calcáreas, crinoideos.

Conodontos: la muestra que se tomó en esta capa no produjo elementos conodontales.

4.-Capas F-G

Calizas micríticas laminadas con pocas bandas de peloides y bioclastos. Se observan también bandas de ooides. La capa F presenta ripples de oleaje a techo de los distintos niveles y la capa G, laminación cruzada.

5.- Capas H-I

Calizas bioclásticas con texturas de tipo wackestone-packstone. Localmente se observan grainstones oolíticos. La base de la capa H se encuentra dolomitizada. En la sección 2, en el banco E de la carretera se reconoce una capa discontinua, capa H2, que no se observa en las otras dos secciones. La base y el techo de la capa I se encuentran dolomitizados. Se tomaron muestras en las capas H e I para conodontos.

Contenido fósil: en la parte media de la capa H, hay varios niveles con concentraciones de braquiópodos gigantoproducidos. En la parte media de la capa I los corales, tanto solitarios como coloniales, son abundantes. Estos últimos se encuentran en raras ocasiones en su posición de crecimiento. Se lo considera un parabiostromo poco desarrollado. En la capa I se recuperan crinoideos, briozoos y escolecodontos en el residuo sólido insoluble obtenido para triado.

Conodontos: no se obtuvieron elementos conodontales.

Accesorios: limonita (capa I).

6.-Capa J

Caliza oolítica de tipo grainstone con pocos bioclastos.

7.- Capas K-P

Calizas bioclásticas, predominantemente de tipo wackestone. Presentan una alta diversidad y abundancia de bioclastos, y niveles donde son comunes los intraclastos. Se tomaron muestras para conodontos en las capas K, L, M1, M2, N, O y P.

Contenido fósil: los foraminíferos son muy abundantes.

En las capas L-O hay bandas de braquiópodos gigantoproducidos. Los corales rugosos son comunes en las capas M y P, por lo general transportados y fracturados, ambos constituyendo biostromos (RODRÍGUEZ *et al.*, 2013a). El contenido en bioclastos disminuye notablemente en las capas O-P respecto a las más antiguas y puede estar relacionado con el progresivo aumento en la dolomitización de las capas (CÓZAR *et al.*, 2014c). De hecho, la capa P se encuentra más dolomitizada en las secciones 1 y 2. En el triado del residuo de las muestras se han obtenido, foraminíferos (capas K, L, M1, N), crinoideos (capas M1, M2, O, P), braquiópodos (capa N, capa O), equinoideos (radiolas, capas M2, P), espículas de esponjas (capa N), bivalvos (capa N) y algas calcáreas (capa M2).

Conodontos: la muestra de la capa N fue la única muestra productiva y se reconocieron, 1 fragmento de elemento S de *Kladognathus* spp., 1 fragmento de elemento P₁ de *Cavusgnathus* spp, 1 elemento P₁ de *Mestognathus bipluti* y 1 elemento P₁ de *Lochriea commutata*.

Accesorios: la limonita es común en la mayoría de las capas de este intervalo. En las capas M y P se observa algo de pirita. En las capas M2, N y P muchos bioclastos presentan un color rojizo a rosáceo por la presencia de óxidos de hierro.

8.- Capas Q-S5

Dolomías o calizas micríticas con un contenido fósil muy pobre. La capa S es la única que presenta algunas bandas bioclásticas y entre éstas se observan microtexturas peloidales. En las capas Q, R y S3 hay mantos de cianobacterias y porosidad fenestral.

9.- Capa T

Caliza micropeloidal con bandas de micrita laminadas. Se observan ooides superficiales pequeños e intraclastos que pueden ser abundantes. Se tomó una muestra para conodontos de esta capa.

Contenido fósil: los foraminíferos miliólidos son muy abundante en dos niveles, con hasta cientos de ejemplares por lámina delgada. El residuo sólido presenta foraminíferos, crinoideos, ostrácodos, gasterópodos, algas calcáreas e ictiolitos. Son muy abundantes los moldes internos de foraminíferos ostrácodos y gasterópodos.

Conodontos: en esta muestra se han obtenido diversos elementos conodontales; 2 elementos M y 2 elementos S de *Kladognathus* spp., 2 elementos P₁ de *Hindeodus cristula*, 1 elemento P₁ de *Cavusgnathus unicornis* y, 1 elemento M y 1 elemento S de *Cavusgnathus* spp.

Accesorios: limonita y cuarzo. Algunos bioclastos se encuentran limonitizados.

10.- Capas U-V

Calizas bioclásticas parcialmente dolomitizadas con texturas packstone-wackstone. Se cogió una muestra en cada capa para conodontos.

Contenido fósil: en la capa U se observa un parabiotismo de corales (RODRÍGUEZ *et al.*, 2013b), con mucha continuidad lateral en la región, ya que en aproximadamente el mismo nivel en las cuencas de Reggan y Ahnet, se ha reconocido un biostromo de corales coloniales similar (CONRAD, 1972b, 1985; SEMENOFF-TIAN-CHANSKY, 1985). En el residuo sólido de la muestra de esta capa se han extraído foraminíferos, braquiópodos (moldes internos), crinoideos, ostrácodos, gasterópodos y escolecodontos. En la capa V los braquiópodos son más comunes, y esta capa es equivalente a los niveles con el braquiópodo gigantoproductido *Titanaria africana* en Fourn Defili al O de Algeria (CÓZAR *et al.* 2014a, b, c), que es la sección tipo de la Fm Ouarkiz. El residuo sólido de la capa V presenta foraminíferos, gasterópodos e ictiolitos.

Conodontos: en la capa U se reconocieron dos elementos P₁ de *Idiognathoides sulcatus sulcatus*? y un fragmento de elemento S que no ha podido ser clasificado. En la capa V, se obtuvo 1 elemento M posiblemente de *Cavusgnathus* spp.

Accesorios: ambas capas presentan óxidos de hierro (limonita) y muchos bioclastos se hallan limonitizados.

4.- METODOLOGÍA



Centrodon lineatus PANDER (1856,
p. 31, Tab. 2A, fig. 9)

4. METODOLOGÍA

Debido a que los elementos conodontales son de pequeño tamaño, de varias micras a 4 milímetros en casos excepcionales, su muestreo, extracción y posterior estudio se realizan empleando metodología propia de la micropaleontología. En el caso de este grupo fósil se recogen muestras en el campo y se extraen de la roca que los engloba mediante ataque químico, obteniéndose un residuo sólido que posteriormente es triado. El conjunto de técnicas que se emplean en este caso permiten un mejor estudio morfológico en tres dimensiones de los elementos conodontales.

4.1.- Trabajo de Campo. Muestreo

Este trabajo se ha centrado en el estudio de los conodontos de secciones estratigráficas previamente estudiadas tanto en la Meseta Central de Marruecos (BERKHLI, 1999; BERKHLI *et al.*, 2001; BERKHLI & VACHARD, 2001, BERKHLI & VACHARD, 2002) como en la Cuenca de Tindouf (MAMET *et al.*, 1966; CONRAD & LEGRAND-BLAIN, 1971; CONRAD, 1972a, b, 1985; SEBBAR 2000; SEBBAR *et al.*, 2000, entre otros). Posteriormente, fueron nuevamente muestreadas y estudiadas desde el punto de vista sedimentológico, tectónico y paleontológico en detalle por miembros del Instituto de Geociencias (IGEO) y del Grupo de Carbonífero de la Facultad de Ciencias Geológicas de la Universidad Complutense de Madrid (Campañas 2002 a 2005). Al mismo tiempo, se levantaron nuevas secciones estratigráficas, para la realización, en un primer momento, de un estudio bioestratigráfico en detalle con diversos grupos fósiles y así obtener una datación de las formaciones estudiadas más precisa y, posteriormente, para la realización de análisis paleoecológicos y paleobiogeográficos (SAID, 2005; CÓZAR *et al.*, 2008a, 2011, 2014a, b, c, 2015b; SAID *et al.*, 2010, 2011; RODRÍGUEZ *et al.*, 2013a, b; SOMERVILLE *et al.*, 2013). El estudio y muestreo de campo para conodontos se realizó, por parte del grupo, en diversas campañas (2004 a 2007). Los primeros muestreos prospectivos para conocer la presencia de conodontos en las muestras y, en caso positivo, la cantidad y calidad de los elementos conodontales, fueron realizados por los miembros del equipo, a la vez que se hicieron los levantamientos de las nuevas secciones (publicadas en Cózar *et al.*, 2008a, 2011). Posteriormente, la autora de la presente Tesis Doctoral también realizó un reconocimiento de las secciones así como un muestreo detallado de éstas para conodontos. En fases posteriores se procedió al remuestreo de algunos niveles. En estas campañas, colaboraron en la extracción de muestras los Doctores P. Cózar, S. Rodríguez, I. Said, I. D. Somerville, D. Vachard, A. García Frank y M. Berkhlí.

El tamaño de estos elementos hace que en muy pocas ocasiones sean detectables a simple vista en los materiales, de forma que no se puede confirmar su presencia hasta después del tratamiento químico del mate-

rial y de su triado, por lo que muchas muestras de varios niveles no fueron productivas. Aún así, en todo momento se cuidó que las muestras fuesen representativas del tramo y que estuviesen bien correlacionadas para obtener una correcta cobertura geográfica y estratigráfica. En las primeras campañas, se recogió por lo general una muestra de 2 a 4 kg de cada tramo (Anexos VI-IX) de las distintas secciones o, en algunos casos, de los tramos o niveles que representasen las facies más favorables para la obtención de elementos conodontales (por lo general no muy someras), para evaluar su posible productividad. En algunos tramos de gran potencia, se tomaron varias muestras por nivel, por lo general base y techo y, en ocasiones, en puntos intermedios para poder controlar la posible existencia de variaciones de las asociaciones, en el caso de que hubiera ligeros cambios de facies en el tramo que no fuesen detectables a simple vista. En otros casos, debido a las litologías masivas, fuerte potencia de las facies, así como el carácter poco favorable para la obtención de conodontos, como es el caso de los montículos microbianos de la Formación Tizra (p.ej. montículo de la sección de Tizra 3) se procedió al muestreo de la base y techo de los montículos por su posible interés bioestratigráfico. Asimismo se muestrearon las facies laterales, de nucleación o “cap” de los mismos donde generalmente es más factible la reuperación de los mismos.

Una vez que estas muestras de roca fueron disgregadas por ataque físico-químico (fragmentadas y disueltas, respectivamente) y estudiadas en el gabinete, se consideró, en función de los resultados obtenidos, que algunos niveles fuesen muestreados nuevamente para obtener más elementos conodontales, y en otros casos, especialmente cuando las asociaciones eran de interés bioestratigráfico, realizar un muestreo más detallado por debajo y por encima de las primeras muestras para intentar obtener una calibración más precisa de estos límites. En esta segunda fase de muestro se recogieron nuevamente de 2 a 4 kg de roca (Anexos VI-IX).

En las distintas campañas no pudieron recogerse más de los 2 a 4 kg por muestra como hubiera sido conveniente e interesante debido fundamentalmente, a cuestiones logísticas. Entre ellas hay que destacar la distancia al área de estudio y, por lo tanto, frecuencia de desplazamiento limitada para la obtención de muestras, así como el consiguiente transporte y la obtención de los permisos de exportación de las mismas. Por ello algunos niveles, los que resultaron productivos o de mayor interés, fueron remuestreados en diversas campañas.

Posteriormente, se amplió la zona de estudio a la Cuenca de Tindouf (campañas de 2007 a 2012), al sur del Frente Sud-Atlásico, empleándose la misma metodología que en el muestreo de las secciones de la Meseta Central. Lamentablemente, las muestras tomadas en esta nueva cuenca no fueron igual de productivas (Anexo

IX) debido, fundamentalmente, al carácter somero de las facies representadas en las diversas formaciones, que no son muy propicias para los conodontos.

4.2.- Técnicas de Laboratorio

Muchos son los trabajos que tratan sobre los métodos de extracción de los elementos conodontales y de las ventajas e inconvenientes de las distintas metodologías (DOW, 1960; COLLINSON, 1963; ZIEGLER *et al.*, 1971; JEPPSON 2005; VON BITTER & MILLAR CAMPBELL, 1984; MERRILL *et al.*, 1987b; STONE, 1987; JEPPSON *et al.*, 1985, 1999; JEPPSON & ANEHUS, 1995, PLASENCIA *et al.*, 1999; CARLS & SLAVÍK, 2005, entre otros). En este subapartado se explican las técnicas utilizadas en el procesamiento de las muestras empleadas para la elaboración de esta Tesis Doctoral.

Fragmentación

En un principio los bloques de roca obtenidos en el campo se fragmentaron mediante una prensa hidráulica en otros de mucho menor tamaño para que así aumentase la superficie de ataque (Fig. 4.1A). Esto favorece una mayor eficacia del tratamiento químico y, por lo tanto, una mayor reacción (JEPPSON *et al.*, 1999). En una etapa más avanzada del muestreo, se prefirió romper los bloques en el campo en fragmentos de tamaño medio para acelerar el proceso de laboratorio y, por otro, para evitar una posible pérdida de elementos conodontales. JEPPSON (2005) señaló que el fragmentar las muestras en tamaños muy pequeños podría incluso producir sesgos a la hora de la recuperación de los elementos conodontales después del tratamiento químico, ya que si los fragmentos son de distinto tamaño, unos se disolverían antes que otros, lo que permitiría que los elementos que se hubieran liberado de la roca que los engloba pudiesen ser atacados antes por el ácido que aquellos que aún permaneciesen en los fragmentos de roca de mayor tamaño.

Tratamiento químico

Para la extracción de los elementos conodontales de la roca que los contiene se ha empleado un tratamiento químico basándose en la distinta naturaleza química de los elementos conodontales y la roca que los engloba. Este método se aplica comúnmente en este grupo fósil desde que GRAVES & ELLISON (1941) ilustraran la efectividad de la técnica de disgregación de calizas mediante ataque químico con ácidos. En las muestras obtenidas, el fósil presenta una composición fosfática, mientras que la roca investigada es de naturaleza carbonática; por lo general, rocas carbonáticas y areniscas con cemento carbonático. Debido a esto, y como ya muchos autores señalaron (COLLINSON, 1963; JEPPSON 2005; JEPPSON *et al.*, 1985, 1999; JEPPSON & ANEHUS, 1995) la técnica más sencilla es la de exponer a la roca a una disolución de ácido acético y/o fórmico. La cantidad de roca disuelta estará en función de la litología del material que se somete al ataque, ya que algunas litologías presentan una

mayor capacidad de disolución frente al ácido que otras y que, en este trabajo, depende fundamentalmente de la cantidad de carbonato que posea la roca. Una caliza se disolverá más rápidamente que una arenisca que apenas posea cemento carbonático.

Primero se colocó, en un cubo de polietileno de 12 litros, 1 kg de roca del total de la muestra (COLLINSON, 1963), previamente introducida en una redcilla atada a una varilla (Figs. 4.1B, C). De esta forma, la muestra se encuentra en suspensión en la cubeta y la disolución puede atacar a todos los fragmentos de roca de una forma más uniforme (JEPPSON *et al.*, 1985). En las primeras muestras obtenidas de Marruecos (Pc2769, Pc2770, Pc2773, Pc2775), se empleó para 1 kg de roca una disolución de ácido acético (CH_3COOH) al 10% o al 8% pero, posteriormente, fue sustituido por ácido fórmico (HCOOH) en la misma proporción por ser más rápido a la hora de disolver la muestra. Como el ácido fórmico presenta una mayor velocidad de reacción, las muestras puestas en la disolución fueron diariamente revisadas para observar la cantidad de material que se había disuelto y nunca fueron expuestas al ácido más de tres días. De esta forma, si pasadas 24 horas o menos, gran parte de la roca se había disuelto, esa muestra pasaba a la fase de lavado y concentración independiente de cómo reaccionasen el resto de las muestras de la misma tanda. El mismo principio se aplicó a aquellas muestras que, después de 24 horas, apenas habían reaccionado frente al ácido. En este último caso, la muestra se lavaba y se volvía a poner en una nueva tanda de ácido, y así sucesivamente hasta conseguir su disolución total o la mayor posible. En ambos casos, se intentaba evitar que el ácido pudiera dañar a los elementos conodontales que ya se hubiesen liberado de la matriz que los englobaba y que se encontrasen en el residuo sólido que hubiera decantado al fondo de la cubeta. En todo momento, el ataque con ácido de la roca se realizó dentro de una campana extractora de gases para evitar la contaminación del laboratorio por los gases emitidos durante la reacción (Fig. 4.1D).

La potencia y velocidad de la reacción pueden aumentarse si se utiliza agua caliente. Como durante esta fase se empleó ácido fórmico que, como se ha mencionado anteriormente permite disolver la roca más rápidamente, y dado que muchas de las muestras se disolvían de forma rápida debido a ser calizas muy puras, se decidió no emplear agua caliente en la disolución para evitar, en la medida de lo posible, que los conodontos pudieran verse afectados por una reacción demasiado virulenta.

Diversos autores (JEPPSON *et al.*, 1999; JEPPSON & ANEHUS, 1995; JEPPSON, 2005) han señalado la eficacia de incorporar soluciones tampón a la disolución de ácido acético o fórmico para disminuir los daños que éste pudiera ocasionar en los elementos conodontales (i.e. disolución del fosfato). Esta técnica se basa en incorporar en la proporción de la disolución de ácido y

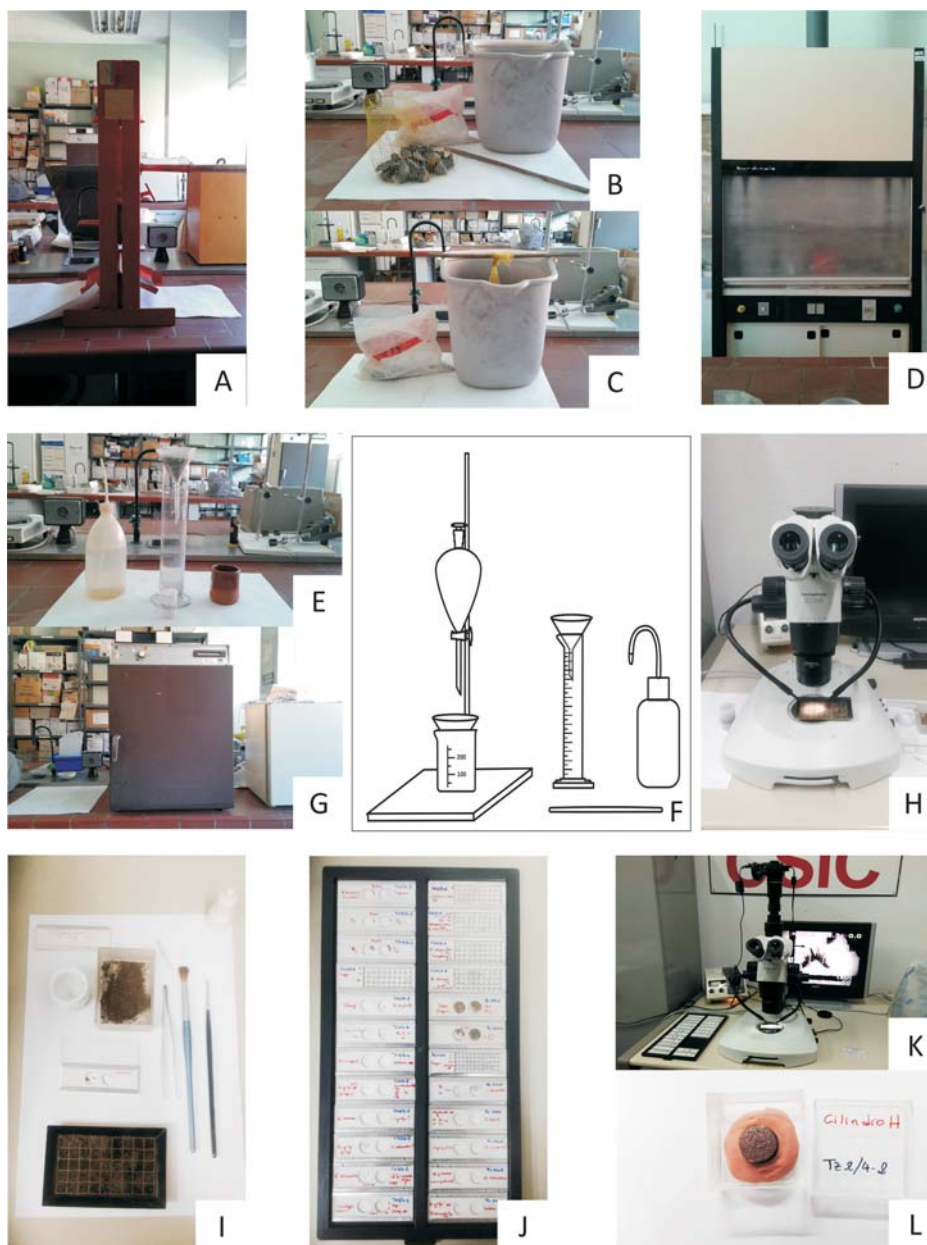


Figura 4.1.- Ilustración de los instrumentos utilizados en las distintas técnicas metodológicas empleadas en el estudio de los elementos conodontales en la presente Tesis Doctoral. A) Prensa hidráulica para la fragmentación de las muestras. B) y C) Preparación de las muestras empleando una malla, un cubo y una vara para su tratamiento químico. D) Campana extractora donde se introducen los cubos con las muestras durante el tratamiento químico para evitar la contaminación por gases durante éste. E) Material empleado para la recuperación del residuo sólido insoluble obtenido una vez después del tratamiento químico y su posterior concentración por decantación, para ser secado. F) Material empleado para la concentración del residuo sólido insoluble mediante la técnica de la separación por líquidos pesados. G) Estufa para secado del residuo sólido insoluble. H) e I) Lupa binocular y material utilizado para la extracción de los elementos conodontales del residuo sólido insoluble (triado). J) Celdillas de micropaleontología donde se disponen los elementos conodontales obtenidos mediante triado en función del taxón, si son formas dextrales o sinestrales y de su estadio ontogenético. K) Lupa binocular con cámara acoplada utilizadas en el fotografiado de los ejemplares de conodontos obtenidos en las muestras productivas. L) Cilindro metálico que lleva adherida en su parte superior una cinta de carbono, ambos conductores de la electricidad, donde se montan los elementos conodontales que serán metalizados en oro y fotografiados mediante Microscopio Electrónico de Barrido (MEB).

agua una parte proporcional constituida por una solución tampón, la cual se corresponde con la disolución que queda de ataques previos. Otros autores como VON BITTER & MILLAR CAMPBELL (1984) propusieron incorporar en el material a disolver, fragmentos de cristales de apatito (“spikes”, según los autores), para comprobar

si la disolución pudiera haber afectado a los elementos conodontales, en el caso de que al final del proceso no se obtuviera el mismo número de cristales que los originalmente incorporados. En este trabajo, no se empleó una solución tampón, pero se controló estrictamente los efectos del ataque químico y la reacción del ácido, como

se ha mencionado anteriormente, de forma que las muestras estuvieran en la disolución sólo el tiempo indispensable.

Concentración

Una vez que la disolución del material se ha llevado a cabo, se procede al lavado y concentración del residuo insoluble obtenido mediante el tratamiento químico. Los métodos de concentración son muy variados. En este trabajo se han empleado los siguientes:

Tamizado

Se realiza mediante una columna de tamices de mallas de diferente luz. Generalmente se emplean tres tamices de mallas 1.682, 1.105 y 0.074 mm de luz, que se colocan de mayor a menor. Sobre ellas se vierte la mezcla de residuo y de la disolución de ácido y agua, a medida que se procede al lavado del residuo mediante la aplicación de un chorro de agua sobre la torre de tamices y el material contenido en ella. La columna de tamices permite la separación de las distintas fracciones del sedimento obtenido.

En este trabajo no se empleó la torre de tamices al completo sino que en muestras muy concretas se utilizó únicamente el tamiz de malla de 1.105 mm de luz para separar la fracción más gruesa del residuo sólido, debido fundamentalmente, a que éste contenía restos de gran tamaño de otros grupos fósiles (como, por ejemplo, braquiópodos, briozoos o corales) que dificultaban la posterior extracción de los elementos conodontales. Por lo general, se empleó el método de decantación, ya que desde un primer momento se observó que el tamizado favorecía la fragmentación de los elementos conodontales, especialmente de ejemplares con procesos largos y delicados y con numerosos denticulos o de ejemplares que fueran muy frágiles debido a los procesos tafonómicos que los afectaron y/o al ataque con ácido. Además, hay algunos taxones que presentan morfologías muy pequeñas, incluso sus formas adultas, y que podrían perderse si se eliminaba la fracción más fina obtenida del tamiz con malla de menor luz. Según JEPSON (2005), este método produce sesgos en la composición de las asociaciones de conodontos ya que favorece a que en muchas colecciones falten los estadios juveniles.

Decantación

La Dra. Jau-Chyn. Liao (comunicación personal) recomendó este método que se basa en la alta densidad relativa de los conodontos (2,84-3,10; ELLISON, 1944) respecto a gran parte de las otras partículas que componen el residuo sólido insoluble. El residuo insoluble se coloca en un vaso de precipitados de 500 ml a 1 l y se rellena hasta la mitad de agua. A continuación se aplica un chorro de agua a presión contra la pared del vaso para crear turbulencia y que la fracción fina del sedimento, arcillas y limos, se ponga en suspensión. Se deja de apli-

car el chorro de agua y se espera unos segundos a que la fracción pesada, en la que se encuentran los elementos conodontales, decante al fondo del vaso de precipitados.

Las partículas de arcilla y limo que quedan en suspensión se eliminan vertiendo el agua que las contiene y procurando evitar que parte del material decantado se vaya con el agua y las partículas finas. Este proceso se repite varias veces hasta que se observa que el agua que se elimina está limpia.

Aunque con este método, mucho menos agresivo con los elementos conodontales (menor fragmentación), se elimina de forma sencilla el limo y la arcilla que pudiera encontrarse en el residuo, aumenta considerablemente en el tiempo el proceso posterior de triado, JEPSON (2005) señaló que existía el mismo problema que con el método de tamizado, debido a que muchos taxones pueden tener tamaños muy pequeños y a la presencia de formas juveniles, que pueden perderse si se realiza una decantación exhaustiva. Por esta razón, se ha preferido no extender el proceso de decantación hasta que el agua eliminada estuviera limpia, y aunque siguiera habiendo fracción fina en el vaso de precipitados, por lo menos se ha intentado evitar la pérdida de elementos conodontales pequeños.

Posteriormente, mediante la ayuda de un frasco lavador, se vierte el residuo sólido insoluble contenido en el vaso de precipitado en un embudo recubierto por papel de filtro y colocado sobre una probeta, para que el agua sobrante se fuera filtrando y se eliminase el exceso de agua del residuo (Fig. 4.1E).

Separación mediante líquidos pesados

Esta técnica se basa en la alta densidad específica que presentan los elementos conodontales (2,84-3,10) (ELLISON, 1944) que es mayor que la de muchos minerales de la ganga (p. ej.: cuarzo, gravedad específica 2,65) y que la de la calcita (gravedad específica 2,715), por lo que se realiza la separación de la fracción pesada, entre la que se encuentran los conodontos, en función de la densidad mediante líquidos pesados.

Los líquidos que se empleaban habitualmente eran el bromoformo (tribromoetano, CHBr_3 , gravedad específica 2,89) y el tetrabromoetano ($(\text{CHBr}_2)_2$, gravedad específica 2,96). Estos líquidos pueden causar intoxicaciones y se ha comprobado su componente cancerígena que ha sido señalada en diversas publicaciones (MERRILL, 1987a; ver STONE, 1987 para trabajos al respecto). La alternativa no tóxica a los anteriores es el polvo de politungstato sódico ($3\text{Na}_2\text{WO}_4 \cdot 9\text{H}_2\text{O}$) con un rango de densidad relativa de una gravedad específica 1,0 a 3,1 (MERRILL, 1987a).

En un soporte con un aro fijado a él se coloca un embudo de decantación. Debajo de este se coloca un vaso de precipitado pequeño con un embudo recubierto por

un papel de filtro (Fig. 4.1F). En el embudo de decantación se introduce una mezcla de politungstato sódico con agua destilada que presente una densidad relativa de 2,8 y una parte del residuo sólido insoluble obtenido del ataque químico de la muestra y la decantación. Mediante una varilla se agita la muestra de forma que se mezclen tanto el residuo como la mezcla de politungstato sódico y agua, y comience el proceso de decantación. Debido a la densidad de la mezcla, los elementos conodontales precipitarán al fondo del tubo de decantación y las partículas del residuo con menor densidad se mantendrán en suspensión. A la media hora o cuando haya una cantidad suficiente de material en el fondo del embudo de decantación se abre el conducto del embudo permitiendo que el sedimento precipitado caiga en el embudo con el papel absorbente. A continuación se agita nuevamente el contenido del embudo para poner en suspensión el sedimento y se repite el proceso. En cada repetición habrá que dejar más tiempo la mezcla en el embudo para permitir la decantación de las partículas más pesadas y proceder a un nuevo vaciado.

Después de cada vaciado del embudo, el residuo sólido insoluble obtenido se lava profusamente con agua destilada para evitar que queden restos de politungstato que puedan adherirse a los elementos conodontales.

Se considera por lo general, que esta técnica facilita mucho el trabajo ya que se elimina gran parte del residuo, en concreto toda la fracción ligera, y el proceso de triado se acelera, siendo más fácil determinar aquellos niveles con elementos conodontales. Esta técnica se empleó para un número reducido de muestras de areniscas con cemento carbonático provenientes del techo de la sección de Akerchi 1 de las que después del tratamiento químico se obtenían grandes cantidades de residuo sólido insoluble lo que implicaba mucho material para triar. El problema con esta metodología es que hay que montar un complejo sistema con numerosas piezas para realizar el proceso que después de su utilización hay que lavar cuidadosamente con agua destilada para no contaminar las siguientes muestras a tratar. Además, el politungstato es muy costoso, y el proceso de tratamiento suele ser más largo que mediante las técnicas anteriores. Otro aspecto negativo, es que hay que lavar muy bien con agua destilada el residuo sólido que se guarda para triado ya que si no los elementos conodontales pueden verse cubiertos por cristales de politungstato, además que toda el agua que se ha empleado para lavar el residuo y las distintas piezas, debe dejarse evaporar para volver a recuperar el politungstato y poder volver a emplearlo posteriormente. Por último, otro problema es que se elimina también gran parte de la fauna acompañante y muchos de los elementos accesorios que también aportan información sobre la muestra. Debido a todo esto, después de tratar unas pocas muestras y ver que este método ralentizaba el poder empezar a trabajar con el residuo y que podía afectar a los elementos conodontales, se optó por no aplicarlo.

Aunque existen numerosas técnicas que permiten la concentración del residuo sólido insoluble (Dow, 1960; Stone, 1987; Merrill, 1987a; Carls & Slavik, 2005, entre otros) y, por lo tanto de los elementos conodontales, eliminando gran parte del residuo, se prefirió evitar que los elementos pasasen por diversos procesos de concentración que pudieran afectarlos (por ejemplo, fragmentación, pérdida por diferenciación selectiva de tamaños, etc.), aunque esta decisión implicase una gran cantidad de residuo para triar, y que este último proceso fuese más largo.

Posteriormente a la concentración por decantación y por separación mediante líquidos pesados, en aquellas muestras en las que se realizó este último proceso, se separó el papel de filtro con el residuo del embudo y se colocó sobre unos vasos de precipitado pequeños o envases similares para proceder a su secado en una estufa a 70-80°C por un par de horas (Fig. 4.1G). Después los vasos con los filtros se dejaron secar a temperatura ambiente cubiertos por un papel. Por último, el residuo ya seco se pasó a botes herméticos que se siglaron, y se pesaron con una balanza de precisión.

En total, de las 11 secciones levantadas en la Región de Adarouch (parte central de la Meseta Occidental o Meseta Central) se tomaron 153 muestras, implicando un total de 425,3231 kg para su tratamiento en laboratorio y posterior estudio en gabinete (Anexos VI-IX). De la Cuenca de Tindouf se recogieron 15 muestras, incluyendo un total de 40,526 kg (Anexo IX). La primera fase de muestreo implicó, entre ambas cuencas, un total de 168 muestras y de 465,8491 kg de roca para procesar en laboratorio (Anexos VI-IX). Al concluir la fase de tratamiento físico-químico de las muestras, tanto de la Meseta Central como de la Cuenca de Tindouf, se obtuvo un total de 14,0051 kg de residuo sólido insoluble para ser triado posteriormente (Anexos VI-IX).

El tratamiento químico de las muestras se llevó a cabo en el laboratorio del Departamento de Paleontología de la Universidad Complutense de Madrid.

4.3.- Trabajo de gabinete

Triado

El triado o “picking” es la etapa que más tiempo conlleva. El residuo sólido insoluble seco, debe ser examinado bajo un microscopio estereoscópico o lupa binocular (en este trabajo se empleó una lupa Olympus SZX16, Fig. 4.1H) para extraer de él los elementos conodontales, así como la fauna acompañante, minerales y todo aquello que pueda resultar de interés. A la hora de triar el residuo sólido, debido al tamaño de los conodontos presentes en las asociaciones de Marruecos, se trabajó a 20-30 aumentos, a los que se pueden reconocer de forma clara. Para extraer los conodontos se coloca una pequeña cantidad del sedimento en unas bandejas especiales de micropaleontología, cuyo fondo se en-

cuentra dividido en cuadrículas de 1 cm² (Figs. 4.1H, I). En función del color de los conodontos que se vayan extrayendo, se podrá emplear una bandeja con fondo de color blanco o de color negro que facilita la localización y extracción de estos elementos. Mediante un pincel humedecido en agua se extraen los especímenes del sedimento y se colocan en una celdilla de micropaleontología (Fig. 4.1I, J). Es importante que el pincel se humedezca de forma correcta porque si está poco humedecido, el elemento puede saltar y perderse.

Los elementos extraídos se pegaron en las celdillas de micropaleontología empleando una mezcla muy diluida de cola en agua, (apenas unas pocas gotas en un frasco de 5 ml de agua) que se aplicaba en una capa muy fina a la base de la celdilla. Esta técnica permite una fácil manipulación de los conodontos, pudiendo despegar los ejemplares mediante el empleo de un pincel mojado en agua y recolocarlos en las celdillas evitando su rotura. Cabe destacar que el moverlos, el agua del pincel eliminaba la mezcla de agua y cola, por lo que había que volver a mojar ligeramente el pincel en la mezcla y aplicarla en la base de la celdilla. Es importante no emplear una gran cantidad de cola o de pegamentos más agresivos para evitar que los ejemplares puedan romperse durante su manipulación o que éstos presenten una película de pegamento sobre su superficie. En las celdillas que representaban cada nivel de las distintas secciones, los elementos conodontales se colocaron en función del taxón al que se adscribieron, distinguiendo entre los distintos tipos de elementos que componen los aparatos conodontales de los distintos taxones y, dentro de cada tipo de elemento se dispusieron según su estadio ontogenético, es decir, de gerontes a juveniles (Fig. 4.1J). El residuo sólido ya triado fue guardado en bolsas y siglado con el nombre de la muestra correspondiente.

El resultado de esta etapa fue un total de 5921 elementos conodontales extraídos tanto de las secciones de la Meseta Central como de las de la Cuenca de Tindouf (Anexos VI-IX). Las colecciones de conodontos obtenidos de ambas regiones se encuentran depositadas en el Departamento de Paleontología de la Facultad de Ciencias Geológicas de la Universidad Complutense de Madrid.

Fotografía

Una vez colocados los ejemplares en las celdillas se fotografiaron individualmente mediante una cámara acoplada a la lupa binocular (trabajando en algunos casos hasta con 80-90 aumentos), y se elaboró un fichero fotográfico de todos los ejemplares (Fig. 4.1K). Este fichero también se empleó para la ilustración del material utilizado para la determinación del Índice de Alteración del Color de los Conodontos (capítulo de Tafonomía).

A la hora de realizar el estudio sistemático y tafonómico, y especialmente para la elaboración de las láminas, es necesario fotografiar los ejemplares más representativos de los distintos taxones, aquellos especímenes sobre los que se tienen dudas sobre su asignación taxonómica y aquellos que presenten características que merezcan ser estudiadas en detalle, como por ejemplo, recrecimientos minerales. Debido a su pequeño tamaño, hay que recurrir a su fotografiado mediante Microscopio Electrónico de Barrido (MEB). En un primer momento el fotografiado de los ejemplares se hizo en el Centro de Microscopía Electrónica “Luis Brú” de la Universidad Complutense de Madrid y posteriormente en el CAI de Técnicas Geológicas (Centro de Apoyo a la Investigación de Ciencias Geológicas) de la misma Universidad.

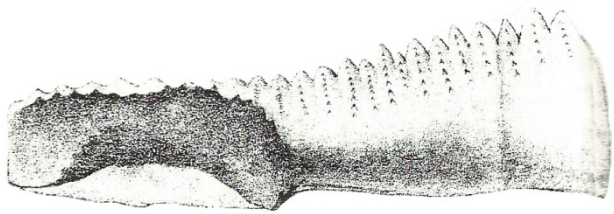
Para fotografiar los elementos conodontales, primero se montan los ejemplares seleccionados, sobre una cinta adhesiva de carbono, colocada sobre un cilindro metálico, siendo tanto la cinta como el cilindro, conductores de la electricidad (Fig. 4.1L). A continuación se procede al metalizado de los ejemplares, mediante un metalizador que recubre a los elementos con una película conductora de oro en una cámara de vacío. Esta película de oro aumentará la conductividad eléctrica. La máquina utiliza argón a una presión de entre 0,05 y 0,07 mbars que facilita la evaporación del oro. Por último, el cilindro con los elementos cubiertos con oro se introducen en la cámara de vacío del Microscopio Electrónico de Barrido (modelo JSM 6400 en el Centro de Microscopía Luis Brú y JSM 820 equipado con un sistema LX Oxford, en el CAI de Técnicas Geológicas) para su fotografiado. El aumento mínimo con el que se han tomado fotografías en el MEB es de 75 aumentos para aquellos ejemplares de mayor tamaño, como es el caso de algunos elementos del conodonto *Idioproniodus*, y las fotografías de más detalle, en las que se han observado algunas microtexturas o posibles alteraciones taxonómicas han podido alcanzar hasta los 3000 aumentos.

El Microscopio Electrónico de Barrido además cuenta con la posibilidad de realizar análisis de la composición del elemento investigado mediante la Espectroscopía de Dispersión de Rayos-X (EDS) y determinar así la composición química del punto del elemento conodontal en el que se está realizando el análisis. Esta técnica fue muy útil para la realización del estudio tafonómico.

Consulta Bibliográfica

La consulta bibliográfica se ha llevado a cabo durante todo el proceso de elaboración del presente trabajo.

5.- INTRODUCCIÓN AL ESTUDIO DE LOS CONODONTOS



Gnathodus mosquensis PANDER (1856,
p. 34, Tab. 2A, fig. 10)

5. INTRODUCCIÓN AL ESTUDIO DE LOS CONODONTOS

Christian Heinrich Pander, fue quien, entre 1833 y 1844, descubrió los primeros elementos conodontales en materiales del Ordovícico y Silúrico en Estonia y en materiales carboníferos de la Cuenca de Moscú. En 1856 publicó sus estudios sobre estos nuevos restos fósiles, en los que daba nombre al grupo, al cual denominó *Conodonten* y que incluía la descripción de 13 géneros y 55 especies de conodontos. Este autor consideraba a los elementos conodontales como elementos muy similares a los dientes y mandíbulas de un grupo de peces paleozoicos, hasta ese momento desconocido, y sin un grupo moderno análogo, por lo que en la descripción de los especímenes de su colección utilizó la terminología apropiada para dientes y mandíbulas de peces, parte de la cual aún perdura. Su monografía generó debates que se prolongaron en el tiempo sobre las afinidades zoológicas del grupo y sobre una base taxonómica apropiada.

5.1.- Composición y estructura interna

PANDER (1856) determinó que la composición de los elementos conodontales era carbonato cálcico mientras que para HARLEY (1861) estaban compuestos por fosfato y carbonato cálcico. HINDE (1879) discrepaba al considerar que la mayoría de los especímenes utilizados por este último no eran conodontos, estando de acuerdo con Pander en lo referente a su composición.

STAUFFER & PLUMMER (1932) concluyeron que los elementos conodontales eran de fosfático cálcico, lo que fue demostrado por ELLISON (1944) que, mediante análisis de rayos x, determinó que la sustancia involucrada en su composición es un miembro del grupo isomórfico del apatito. PIETZNER *et al.* (1968) establecieron de forma concluyente su composición mineralógica:



PIETZNER *et al.* (1968) interpretaron el mineral como Francolita, un apatito carbonático en el que los iones OH y CO₃ se sustituyen por fosfato y no ocupan posiciones en la red mineral como lo hacen los hidroxiapatitos. Se identificaron también, las trazas de otros 39 elementos químicos en varias zonas de los elementos conodontales y, algunas como el neodimio, han resultado muy útiles para la interpretación de las condiciones paleoecológicas de los mares en los que vivieron los conodontos (SWEET, 1988).

Elementos cónicos y fosfáticos se reconocen en el registro fósil desde el límite Precámbrico-Cámbrico, alcanzando en el Cámbrico una gran diversidad de morfologías externas, estructuras internas e histológicas. BENGTON (1976) determinó que al menos tres tipos de formas podían adscribirse a los conodontos y los diferenció, en función de su estructura interna en protoconodontos, paraconodontos y euconodontos. La distinción entre

estos grupos radica en el aumento de la cobertura epitelial durante el crecimiento (Fig. 5.1). Aunque la similitud estructural de los paraconodontos y euconodontos ya fue reconocida por otros autores (LINDSTRÖM, 1964; MÜLLER & NOGAMI, 1971), BENGTON (1976) consideró el cuerpo basal de los euconodontos como homólogo con el elemento entero de paraconodontos y de protoconodontos. Así, los protoconodontos habrían dado lugar a los paraconodontos y estos últimos, a su vez, a los euconodontos.

Protoconodontos

Su rango estratigráfico se extiende desde el límite Precámbrico-Cámbrico hasta el Ordovícico basal. Su estructura interna, descrita por BENGTON (1976) y SZANIAWSKI (1982, 1983, 1987), se compone de tres capas (Fig. 5.1):

- una capa externa orgánica, homogénea y delgada.
- una capa media gruesa, laminada y compuesta fundamentalmente de pequeños cristales de apatito y materia orgánica, que puede dividirse en dos zonas, una interna que contiene menos materia orgánica y con una laminación menos regular que la lámina externa.
- una capa interna delgada, principalmente orgánica y compuesta por pocas láminas.

En función de la disposición de las láminas en la capa media mineralizada determinaron que la acreción de éstas se produce en la superficie interna y en la base.

SZANIAWSKI (1982, 1983, 1987) comparó las características morfológicas e histológicas de los protoconodontos con la de las espinas de quetognatos modernos, concluyendo que los protoconodontos eran en realidad las espinas de quetognatos fósiles. Desde entonces, los protoconodontos son considerados como un grupo distinto al de los euconodontos, y no sus ancestros dentro de la línea evolutiva de estos últimos (ALDRIDGE, 1987; SZANIAWSKI & BENGTON, 1993; MURDOCK *et al.*, 2013; entre otros).

Paraconodontos

Su distribución estratigráfica abarca desde el Cámbrico medio hasta el Ordovícico Inferior. La estructura de estos elementos ha sido descrita por MÜLLER & NOGAMI (1971) y señalan que están compuestos predominantemente por materia orgánica, siendo la presencia de fosfato menor.

Las láminas de estos elementos se fueron añadiendo en las superficies interna y externa, pero no se continúan en el ápice (MÜLLER & NOGAMI, 1971; BENGTON, 1976) (Fig. 5.1). El protoelemento es la parte más distal del elemento y representa los estadios más tempranos de los paraconodontos. MURDOCK *et al.* (2013) reconocieron tres grados evolutivos en el desarrollo de la estructura interna dentro de este grupo:

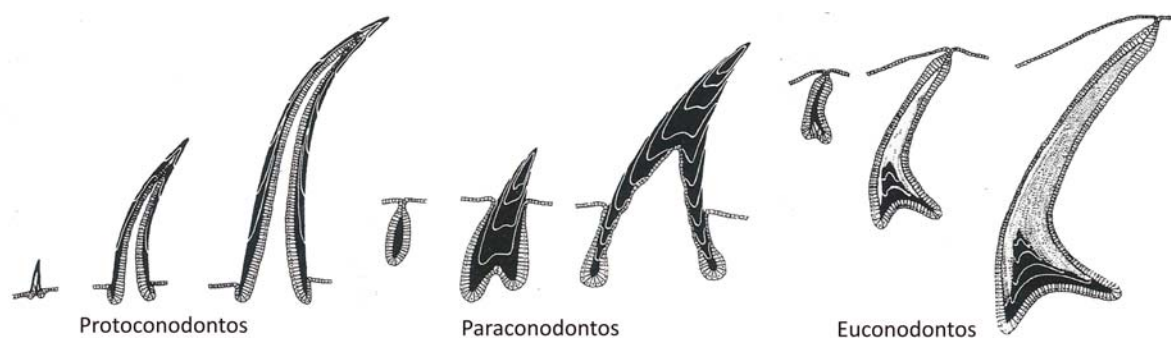


Figura 5.1.- Modelo de la evolución temprana de los conodontos, en el que las diferentes estructuras internas de los protoconodontos, paraconodontos y euconodontos se explican por el aumento de la cobertura epitelial durante el crecimiento (BENGTSON, 1976).

- en el grado más simple, como el de *Furnishina* sp., el protoelemento no se encuentra cubierto por las sucesivas láminas. Éstas son cónicas, oblicuas a la superficie externa y se extienden alrededor del margen proximal, es decir, crecieron hacia la base. La cavidad basal sólo se observa en estadios adultos.

- en el segundo grado de organización (i.e. *Problematonites* sp.) se diferencian dos tejidos. En la parte distal del elemento, es decir su ápice, se observan láminas cónicas como el de *Furnishina* sp., mientras que en su superficie proximal se extienden por toda ella.

- el tercer grado de organización se corresponde con el de, por ejemplo, *Rotundocunus tricarinatus*, en el que se reconocen tres capas de tejido. La capa más externa está formada por láminas concéntricas que no se extienden completamente por la superficie externa ni son continuos con la proximal. En la parte interna de la superficie proximal las láminas son subparalelas y no se puede determinar si convergen en el ápice. Por último, la cavidad basal está rellena por esferitas mineralizadas.

Según MURDOCK *et al.* (2013) este tipo de evolución en la organización interna de las láminas de los paraconodontos indica que la adición de láminas se produce sólo en la superficie próxima, es decir, la acreción es interna y basal. Estos autores confirman de este modo la hipótesis ya indicada por otros autores, que los paraconodontos son homólogos con el cuerpo basal de los euconodontos.

Euconodontos

Los euconodontos o “conodontos verdaderos” (Fig. 5.1) presentan un rango estratigráfico que se extiende desde el Cámbrico medio hasta el Triásico superior. Un euconodonto consiste de dos partes distinguibles, la corona y el cuerpo o relleno basal (Figs. 5.2, 5.3A-C, Ñ) (PANDER, 1856; GROSS, 1957, 1960; MÜLLER & NOGAMI, 1971; BENGTSON, 1976). Ambas partes están consituidas por láminas de fosfato, pero difieren en que las láminas del cuerpo basal suelen ser más gruesas y menos densa-

mente mineralizadas que las de la corona (MÜLLER & NOGAMI, 1971). Existe entre ambas una superficie de debilidad y, siendo el cuerpo basal menos resistente, explicaría que al hallar los elementos discretos, no se encuentren asociadas ambas partes por pérdida de este último. SWEET (1988) supone además, que otra de las razones de la pérdida del cuerpo basal es que éste apenas se encuentra mineralizado.

Si el cuerpo basal se pierde, se pueden distinguir dos estructuras externas en la parte inferior de la base del elemento conodontal que evidencian distintos patrones de crecimiento (Fig. 5.2). En algunos elementos, la superficie de unión entre la corona y el cuerpo basal es una concavidad de aspecto cónico denominada cavidad basal (Fig. 5.2A). Durante la ontogenia, ésta aumenta su tamaño alrededor del margen basal, debido a que cada nueva lámina de apatito se extiende ligeramente más que su predecesora, cubriéndola completamente, menos en la zona de la cavidad basal, donde las distintas láminas son visibles (MÜLLER en CLARK *et al.*, 1981; SWEET, 1988). Otros elementos presentan una fósula u orificio basal que es una cavidad pequeña que se sitúa inmediatamente debajo de la cúspide (Fig. 5.2B). Su patrón de crecimiento es completamente distinto al de la cavidad basal, ya que sólo las primeras láminas se superponen basalmente formando una pequeña concavidad que alcanza su tamaño máximo en una etapa temprana de su crecimiento, mientras que las láminas sucesivas son cada vez más cortas a medida que la corona se hace más larga (MÜLLER en CLARK *et al.*, 1981; SWEET, 1988). Las láminas más jóvenes no se superponen completamente sobre las más antiguas, siendo visibles los extremos que conforman el margen basal de cada lámina previa, y no sólo el de la última lámina como en el caso de la cavidad basal. A esta zona se la denomina zona de margen basal recesivo.

Los elementos conodontales crecieron por yuxtaposición externa sucesiva de láminas, siendo su acreción de tipo concéntrico y centrífugo (FURNISH, 1938; HASS, 1941; GROSS, 1957). GROSS (1957, 1960) no consideraba que las láminas de la corona y, por lo tanto, los distintos estadios de crecimiento que representaban, coincidiesen con las crestas de la cavidad basal ni con

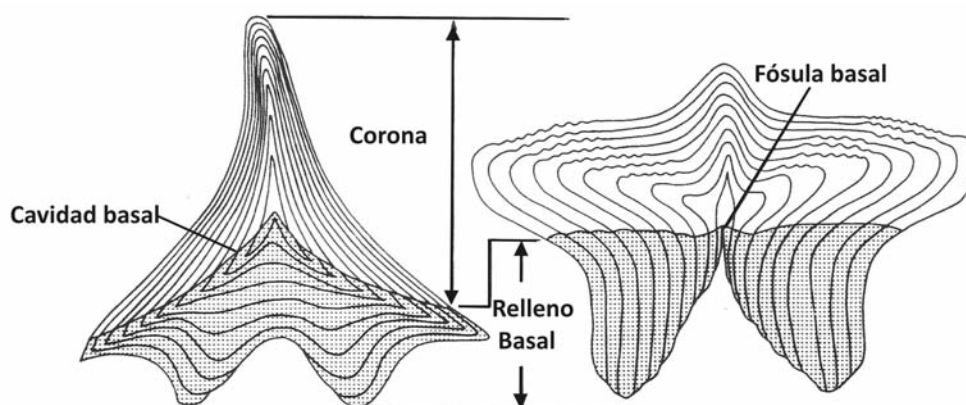


Figura 5.2.- Elementos conodontales: A) con cavidad basal, B) con fósula basal. Figura de SWEET (1988) basada en ilustraciones de MÜLLER & NOGAMI (1971).

los del cuerpo basal, es decir, que hubieran crecido al mismo tiempo. En cambio, MÜLLER & NOGAMI (1971) demostraron que las láminas tanto de la corona como del cuerpo basal se correspondían con los mismos estadios de crecimiento, y que la secreción de las distintas láminas fue sincrónica.

La presencia de materia orgánica en los elementos conodontales ya fue indicada por diversos autores (ELLISON, 1944; LINDSTRÖM, 1964; PIETZNER *et al.*, 1968), así como su posible contenido en aminoácidos (PIETZNER *et al.*, 1968; FÄHRAEUS & FÄHRAEUS-VAN REE, 1987). Para MÜLLER & NOGAMI (1971), MÜLLER (en CLARK *et al.*, 1981) y SZANIAWSKI (1987), la materia orgánica en la corona y el cuerpo basal se encuentra formando parte de las láminas entre las que se disponen los cristales de apatito. SZANIAWSKI (1987), mediante Microscopio Electrónico de Barrido (MEB) observó en euconodontos primitivos una lámina fina y translúcida que cubría la última lámina de apatito y que podría ser similar a la lámina externa de materia orgánica de protoconodontos y paraconodontos, considerando la posibilidad de que cada lámina de apatito presentase esta lámina externa cubriéndola. Posteriormente, BURNETT & HALL (1992) retomando la hipótesis de SZANIAWSKI (1987) estudiaron ejemplares de conodontos atacados con ácidos y enfriados en seco para ser observados mediante MEB, en los que reconocieron, según estos autores, capas orgánicas interlamelares en algunas superficies fracturadas. Donde las láminas de apatito se encontraban parcialmente disueltas, observaron que las láminas inferiores estaban cubiertas por una capa fina de materia orgánica, confiriéndoles una apariencia más oscura que la de las láminas suprayacentes, que habían perdido esta capa orgánica. Estos autores ilustraron ejemplares de elementos conodontales ordovícicos a triásicos, en los que debido a la disolución, la capa orgánica externa estaba siendo removida. Ésta, según los autores, se despegaba y levantaba en forma de parches de la lámina más externa de apatito como si se estuviera desprendiendo o “pelando”, revelando la disposición de los cristales de la última lámina de apatito. BURNETT & HALL (1992) asumieron que como la capa orgánica se encuentra presente en todos los

estadios ontogenéticos de los elementos conodontales cubriendo la última lámina de apatito, ésta se habría depositado al final de cada etapa de biomineralización, explicando a su vez, que estas capas de materia orgánica, en un principio externas, se preservasen como láminas internas en la estructura del elemento conodontal. En cambio, TROTTER *et al.* (2007), advierten que hay que tener especial cuidado cuando se emplean ácidos para atacar las superficies de los conodontos porque se pueden producir “artefactos”. Además, BLANCO-FERRERA (2011) indica que la capa de materia orgánica reconocida por BURNETT & HALL (1992) sólo es observada por estos autores en ejemplares atacados por ácidos y enfriados en seco, mientras que en ejemplares sin atacar y a grandes aumentos (x8000-10.000 aumentos), ésta no se observa. Por último, para SZANIAWSKI & BENGSTON (1993), el tejido hialino de la corona estaba compuesto por capas con un alto contenido de materia orgánica separadas por otras con un bajo contenido.

Otros autores, como FÄHRAEUS & FÄHRAEUS-VAN REE (1987), mediante la desmineralización de conodontos del Silúrico y realizando estudios histoquímicos de los componentes orgánicos de los restos de tejido blando preservado pertenecientes a los tejidos mineralizados, observaron al teñirlos que mucho de este tejido era similar al colágeno moderno y también que parecían preservarse espacios celulares. DONOGHUE (1998) consideró sorprendente que estos componentes orgánicos continuasen siendo reactivos después de 415 Ma, pero como mencionan FÄHRAEUS & FÄHRAEUS-VAN REE (1987), estos autores prefirieron no realizar afirmaciones concluyentes hasta que no se hubieran realizado estudios histoquímicos similares en vertebrados primitivos del Paleozoico inferior (p. ej. ostracodermos). En los estudios histoquímicos en conodontos del Ordovício y Triásico Superior realizados por KEMP (2002a) el tejido hialino se tiñe con Rojo Pricosirio (para reconocimiento de colágeno), mientras que el tejido albido no lo hace. Este dato junto con los registros de aminoácidos del análisis de los conodontos mediante Cromatografía líquida de alto rendimiento (“High Performance Liquid Chromatography”, HPLC), indicarían la presencia de materia

orgánica, posiblemente colágeno según la autora, que serían remanentes de la posible matriz extracelular del tejido hialino.

En algunos elementos diversos autores observaron que sobre láminas discontinuas debido a fracturación se hallaban otras continuas que no evidenciaban ningún tipo de rotura. Gracias a esta observación, pudo concluirse que estas fracturas habían sido restauradas por crecimiento de nuevas láminas sobre las dañadas (FURNISH, 1938; HASS, 1941; MÜLLER & NOGAMI, 1971; ALDRIDGE, 1987; DONOGHUE, 1998; WEDDIGE, 1990; TROTTER & EGGINS, 2006; TROTTER *et al.*, 2007). Esto implicaba entonces que los elementos conodontales deberían haber estado recubiertos de tejido blando para producirse la reparación de los daños. De las diversas posturas adoptadas por distintos autores referentes a su finalidad, las más reconocidas consideraban a los conodontos como estructuras interna para soportar tejidos blandos, como por ejemplo unos tentáculos (HUDDLE, 1934; HASS, 1941) o como dientes o mandíbulas (PANDER, 1856; HINDE, 1879; RHODES, 1954; GLOBENSKY, 1970).

Si se consideraban piezas dentarias, el problema existente entonces, era explicar la compatibilidad entre un crecimiento interno y una funcionalidad externa. BENGTON (1976, 1983) concluyó que los elementos euconodontos estarían completamente englobados dentro de unos sacos epiteliales, con el tejido secretado adherido únicamente al cuerpo basal. De esta forma, en los intervalos de crecimiento o de reposo se encontrarían dentro de estos sacos, mientras que en períodos de actividad, saldrían de los sacos y quedarían expuestos. En opinión de este autor el sistema se asemejaba a las uñas retráctiles de los gatos.

Posteriormente, PURNELL (1995b) y DONOGHUE & PURNELL (1999) reconocieron evidencias de desgastes en la superficie de algunos elementos que conformaban unos patrones concretos que relacionaron con la actividad funcional de los conodontos, similar a la de los dientes de vertebrados. En función de lo anterior y de los estudios de MÜLLER & NOGAMI (1971), SANSOM (1996) y DONOGHUE (1998), DONOGHUE & PURNELL (1999) indicaron que no se podía asumir el modelo de BENGTON (1976) de forma que para estos autores habría que dilucidar si los elementos conodontales habrían estado permanentemente cubiertos por tejido blando o sólo periódicamente de forma análoga al crecimiento de las escamas. A día de hoy, este tema sigue siendo estudiado y debatido.

5.2.- Microestructura y ultraestructura de los euconodontos

La corona de muchos elementos conodontales suele presentar unas zonas translúcidas y otras zonas blanquecinas u opacas, si se observa bajo el Microscopio Óptico (MO) con luz reflejada o transmitida, respectivamente, relacionadas con dos tipos de tejidos mineralizados, el tejido hialino o lamelar y el tejido albedo o materia

blanca, respectivamente (Figs. 5.3A, H) (PANDER, 1856; MÜLLER & NOGAMI, 1971; MÜLLER en CLARK *et al.*, 1981; DONOGHUE, 1998; TROTTER *et al.*, 2007). El cuerpo basal, a su vez, fue considerado por GROSS (1957, 1960) como compuesto por dos tipos de tejidos mineralizados, posteriormente unificados en un único tejido por DONOGHUE (1998), al que denominó tejido basal (Figs. 5.3A-C, Ñ).

Tejido hialino o lamelar

En el Microscopio Óptico (MO) se reconoce como una zona translúcida de la corona en la que se observan numerosas láminas o lamelas concéntricas (PANDER, 1856; MÜLLER & NOGAMI, 1971; MÜLLER en CLARK *et al.*, 1981; DONOGHUE, 1998; TROTTER *et al.*, 2007). Bajo Microscopio Electrónico de Barrido (MEB), estas lamelas tienen 0,2-1,2 μm de grosor, excepto en las zonas de mayor crecimiento donde pueden alcanzar las 5 μm según LINDSTRÖM & ZIEGLER (en CLARK *et al.*, 1981). Estos autores además indican que en estas zonas de crecimiento rápido, las lamelas pueden encontrarse separadas por espacios interlamelares (Figs. 5.3B-E). En las lamelas se localiza la materia orgánica según MÜLLER (en CLARK *et al.*, 1981) y embebida en ella se disponen los cristales de fosfato cálcico que componen la lámina. Cada lamela constituye un estadio de crecimiento (DONOGHUE, 1998).

DONOGHUE (1998) considera que, bajo observaciones de MEB, los cristalitos prismáticos de fosfato que componen cada lamela son los más grandes de todos los tejidos que conforman el elemento conodontal. La longitud de cada cristal individual es variable, de menos de 1 μm hasta 30 μm , pero por lo general apenas alcanzan unas micras de longitud (DONOGHUE, 1998). Estos cristales se encuentran limitados en sus extremos por las líneas de crecimiento que definen las lamelas. Como indica DONOGHUE (1998), en elementos con forma de cono y más simples suelen disponerse con sus ejes largos (c) paralelos al eje largo o de máximo crecimiento del elemento (DONOGHUE, 1998), de forma que en los flancos de la cúspide el eje del prisma se orienta paralelo a la superficie externa (LINDSTRÖM & ZIEGLER en CLARK *et al.*, 1981), mientras que en la zona de contacto de la cavidad basal y en el ápice de la cúspide se disponen perpendiculares a la superficie externa (DONOGHUE, 1998). En conodontos con morfologías más complejas, DONOGHUE (1998, 2001) distinguió distintos tipos de disposiciones cristalográficas de estos cristales dependiendo de la parte del elemento que se observaba bajo MEB. Así, por ejemplo, en elementos del taxón *Ozarkodina* cuya parte inferior posee morfología de lámina mientras que en la parte “oral” presenta denticulos, los cristalitos de las lamelas de la lamina se orientaban paralelos entre sí y perpendiculares a la superficie externa (Figs. 5.3D, E), mientras que en los denticulos se disponían subparalelos a la superficie externa, alineados con la orientación de los denticulos o con el eje largo del elemento (DONOGHUE, 2001). En otros elementos

como en el caso del taxón *Idiognathodus*, la parte del elemento con forma de lámina, los cristales de las lamelas del tejido hialino se disponen como en *Ozarkodina*, pero en la parte que es como una plataforma, que se encuentra unida a la parte de lámina, los cristallitos están organizados en dominios prismáticos que pueden alcanzar las 30 μm (Fig. 5.3F). En estos dominios se disponen en abanico, de forma que divergen “oralmente” y cada dominio se encuentra limitado por el dominio adyacente (Fig. 5.3F) (DONOGHUE, 2001).

Mediante estudios con Microscopio Electrónico de Transmisión (MET) y MO de conodontos del Ordovícico, TROTTER *et al.* (2007) observaron en los taxones *Panderodus gracilis* (BRANSON & MEHL) y *Drepanoistodus suberectus* (BRANSON & MEHL) que el tejido hialino de la corona estaba formado por una matriz policristalina de microcristales pequeños y alargados de aproximadamente 100 nm de ancho y varias micras de longitud. Estos cristales se encontraban densamente empaquetados y solían cortar las lamelas. Las únicas microestructuras similares a espacios interlamelares eran las cavidades de crecimiento axiales de las regiones hialinas. Bajo el MET observaron nanoporos intracristalinos dentro del tejido hialino. Estos poros son subsféricos, discretos, sin aparente conexión y pueden alcanzar decenas de nanómetros en tamaño. Aunque bajo el MO se observan lamelas en este tejido, representadas por líneas negras y blancas, bajo el MET, TROTTER *et al.* (2007) no reconocen una microestructura lamelar. Estos autores comentan que la naturaleza lamelar del tejido hialino policristalino es enigmática pero indican que puede estar relacionada con una alternancia de bandas más oscuras y más claras que se caracterizan porque en la matriz cristalina los poros presentes se encuentran más densamente empaquetados o más espaciados, respectivamente (Fig. 5.3G). En función de la densidad de poros el índice de refracción varía, por lo que unas bandas son más oscuras y otras más claras. Según TROTTER *et al.* (2007) la orientación de estas bandas parecen similares a las de las lamelas que se reconocen con el MO en otras regiones. Señalan, además, que todas estas zonas con una mayor porosidad son más susceptibles de ser atacadas por ácidos durante la preparación de láminas delgadas para ser estudiadas mediante MEB, creando la impresión de espacios continuos, el cual podría ser el caso de los espacios interlamelares reconocidos por otros autores (p. ej. BURNETT & HALL, 1992). TROTTER *et al.* (2007) también reconocieron porosidad intercristalina, en la que incluyeron las cavidades de crecimiento axiales y poros alargados, alejados del eje de crecimiento, que no parecen estar conectados y pueden encontrarse vacíos o rellenos con minerales secundarios como óxidos de hierro.

Tejido álbido o materia blanca

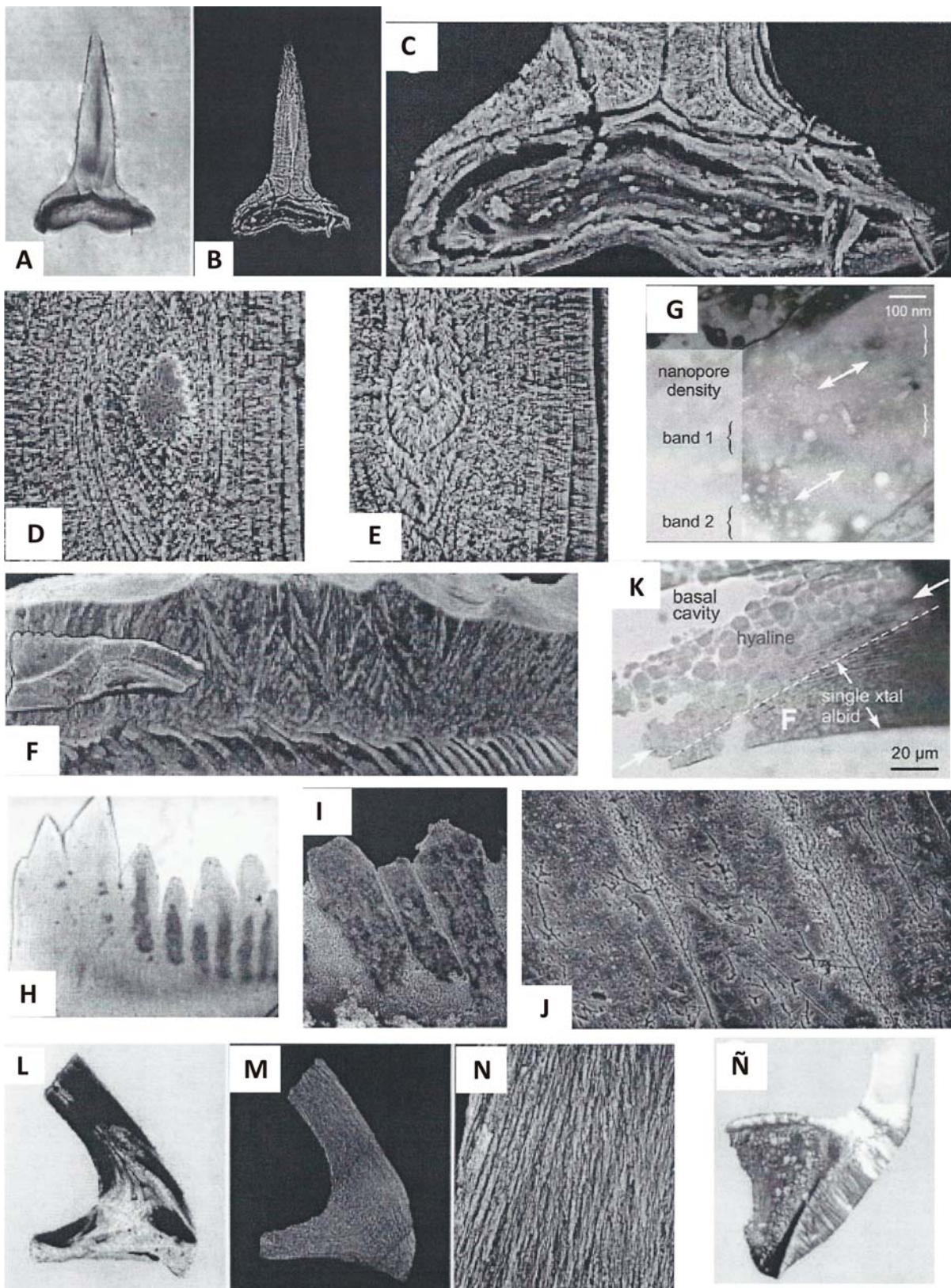
Este tejido ya fue reconocido por PANDER (1856) y GROSS (1957, 1960). En el MO con luz reflejada se observa como una zona blanca mientras que con luz transmitida,

como una zona opaca que suele localizar en el núcleo de los denticulos y ocasionalmente en la cúspide de los conodontos (Figs. 5.3A, H) (PANDER, 1856; MÜLLER & NOGAMI, 1971; MÜLLER en CLARK *et al.*, 1981; DONOGHUE, 1998). Bajo el MEB se observa como un tejido homogéneo compuesto por una matriz cristalina más fina que los del tejido lamelar y sin estructura lamelar (Figs. 5.3B, D, I, J) (PIETZNER *et al.*, 1968; LINDSTRÖM & ZIEGLER en CLARK *et al.*, 1981; DONOGHUE, 1998; DONOGHUE *et al.*, 2000). Se caracteriza por una serie de cavidades (3-7 μm) y canales (PIETZNER *et al.*, 1968; LINDSTRÖM & ZIEGLER en CLARK *et al.*, 1981; DONOGHUE, 1998). Estos canales o cavidades tubulares (Fig. 5.3J) pueden ser tubos largos (20-30 μm) o cortos (apenas unas micras de longitud) con un calibre de 0,25-1 μm (DONOGHUE, 1998).

MÜLLER & NOGAMI (1971) y MÜLLER (en CLARK *et al.*, 1981) reconocieron diversos tipos de materia blanca, pero DONOGHUE (1998) indica que no todos los tejidos que parecen álbidos en el MO son materia blanca. Como ejemplo, señala que en conodontos del orden Prioniodinida, como *Idioproniodus*, *Cryptotaxis* o *Ellisonia*, estas zonas blancas u opacas bajo el MEB se corresponden con un tejido lamelar o hialino de naturaleza fibrosa, en el que los cristales pueden alcanzar las 20-30 μm de longitud (Figs. 5.3L-N). En los denticulos, estos cristales se orientan divergentemente respecto a su eje para converger nuevamente en los ápices (Figs. 5.3M-N). Estos cambios en la orientación de los cristales producen, según DONOGHUE (1998), la misma estructura que la materia blanca de tipo “M” de MÜLLER & NOGAMI (1971) y MÜLLER (en CLARK *et al.*, 1981). Por lo tanto, no sería materia blanca para DONOGHUE (1998) sino un tipo de tejido lamelar (o hialino). Esta pseudomateria blanca también puede producirse por hipocalcificación (DONOGHUE, 1998).

Para DONOGHUE (1998) la única forma de reconocer de forma inequívoca la materia blanca es mediante la preparación de conodontos en lámina delgada, su posterior ataque con ácidos, y su observación mediante MEB. En cambio, para TROTTER *et al.* (2007), el tejido álbido, como prefieren denominarlo, no es tan sencillo de reconocer mediante MEB, después de sus observaciones empleando el MET. Este tejido bajo el MET se reconoce en ejemplares de ‘*Cordylodus robustus*’ s.f. ETHINGTON & CLARK y *Panderodus gracilis* (conodontos del Ordovícico) como formado por unos pocos cristales de grandes dimensiones (hasta cientos de micras, Fig. 5.3K) con una porosidad intracristalina de tipo reticulado, formada por poros de nano a microescala y no conectados aparentemente. Estas observaciones se diferencian en un amplio grado del tejido uniforme, de matriz cristalina fina y sin laminación que se reconoce bajo el MO y el MEB (ver Figuras 5.3I, 5.3J y 5.3K).

Otra diferencia observada por TROTTER *et al.* (2007) es que el tejido álbido puede presentar una ul-



traestructura lamelar, como en el margen de un cristal de *Panderodus gracilis* que se encontraba adyacente al tejido hialino y donde alternaban bandas claras y oscuras (Fig. 5.3K). Además, la transición entre tejido álbido e hialino no es neta bajo el MET según TROTTER *et al.* (2007) (Fig. 5.3K), a diferencia de lo ilustrado y descrito por DONGHUE (1998) mediante MEB (Figs. 5.3B, D, H-J).

El color blanco opaco que caracteriza el tejido álbido es debido a los grandes poros (mayores o iguales a $0,5\ \mu\text{m}$) presentes en los cristales. El tejido hialino es menos opaco porque si hay porosidad intracristalina, los poros son de menor tamaño, pero por lo general, la porosidad más común es la intercristalina, con poros de mayor tamaño, localizados esporádicamente en los márgenes de los cristales (TROTTER *et al.*,

2007). Esta opacidad del tejido hialino también la observó DONOGHUE (1988) pero como menciona TROTTER *et al.* (2007) la relacionó con cambios en la orientación de los cristales (Figs. 5.3L-N).

El tejido álbido además presenta una mayor resistencia al ser atacado por ácidos (STAUFFER & PLUMMER, 1932; DONOGHUE, 1998; DONOGHUE *et al.*, 2000; TROTTER *et al.*, 2007) y un mayor contenido orgánico (PIETZNER *et al.*, 1968). Su contenido en carbonato es menor que en el tejido hialino, como indicaron PIETZNER *et al.* (1968) y confirmaron TROTTER & EGGINS (2006) y TROTTER *et al.* (2007). El contenido en fósforo es mayor que en el tejido hialino, mientras que el contenido en sodio es menor y la concentración de tierras raras es casi indetectable o muy baja respecto al tejido hialino y al tejido del cuerpo basal. Según indican TROTTER & EGGINS (2006) y TROTTER *et al.* (2007), el enriquecimiento en tierras raras en apatitos biogénicos suele ser un fenómeno postmortem, por lo que consideran que las concentraciones tan bajas de éstas en el tejido álbido deben deberse a que aunque presente una porosidad intracristalina notable, los poros no deben de estar conectados, presentando una permeabilidad menor que los otros tejidos. Además,

el gran tamaño de los cristales no favorece el intercambio químico con los fluidos diagenéticos, al contrario que en el caso del tejido hialino, formado por numerosos cristales pequeños que favorecen un área superficial mayor, donde hay muchos más sitios para que se produzca ese intercambio (TROTTER & EGGINS, 2006; TROTTER *et al.*, 2007). Todo ello, según TROTTER & EGGINS (2006) y TROTTER *et al.* (2007) implicaría que el tejido álbido presentaría un mayor potencial para retener las firmas geoquímicas originales, y que sería el tejido que menos se vería afectado por la diagénesis de los tejidos mineralizados de los conodontos.

Tejido basal, o del cuerpo basal o relleno basal

En este tejido, al igual que en el hialino, bajo el MO y el MEB, se reconocen láminas de crecimiento que no suelen ser perfectamente concéntricas y suelen ser discontinuas, donde cada lámina nueva se extienden sobre la superficie inferior del cuerpo basal englobando las láminas antiguas (Figs. 5.3A-C). Está compuesto por cristales más pequeños e isométricos que los del tejido hialino dispuestos irregularmente en las láminas o lamelas (PIETZNER *et al.*, 1968; LINDSTRÖM & ZIEGLER, 1971; DONOGHUE, 1998). Puede pre-



Figura 5.3.- Microestructuras y ultraestructuras de los elementos conodontales. A-C) Imágenes mediante MO (A) y MEB (B, C) de la sección transversal de un elemento “Pa” de *Ozarkodina confluens* (especimen BU 2617); tomadas de DONOGHUE (1998, Figs. 3b, c, j). En (A) y (B) se distinguen claramente el tejido hialino, más translúcido (A) y con las lamelas de crecimiento (B), y el tejido álbido o materia blanca, en el núcleo de la corona, que es opaco (A) y más densamente cristalino en MEB y sin lamelas de crecimiento (B); ancho de cada imagen, 265 μm . En (C) se observa la relación entre el tejido hialino de la corona y el tejido basal (DONOGHUE, 1998) o cuerpo basal, siendo este último de tipo lamelar discontinuo; ancho de la imagen, 142 μm . D, E) Variación en la orientación de los cristallitos que componen las lamelas de crecimiento del tejido hialino en una sección horizontal de un elemento “Pa” de *Ozarkodina confluens* (especimen BU 2621), observadas mediante MEB; tomadas de DONOGHUE (1998, Figs. 3k, i). En (D) los cristales son perpendiculares en el margen del elemento y subverticales cerca del núcleo de materia blanca o tejido álbido mientras que en (E) se orientan de forma oblicua en el núcleo del elemento; ancho de (D) 112 μm y de (E), 62 μm . F) Imagen de una sección longitudinal de la plataforma de un elemento “Pa” de *Idiognathodus* (especimen ROM 53264), fracturada artificialmente y atacada con ácidos en la que los cristallitos se organizan en dominios prismáticos y disponiéndose los primeros, perpendiculares o aproximadamente perpendiculares a la superficie oral (DONOGHUE, 1998, 2001). En la parte inferior se reconocen las cavidades de crecimiento de DONOGHUE (1998); tomada de DONOGHUE (1998, Fig. 11h), ancho de la imagen 240 μm . G) Imagen obtenida mediante MET del tejido hialino de *Panderodus gracilis*, en el que se distingue la alternancia de unas bandas sutiles caracterizadas por una densidad de nanoporos distinta y donde las flechas indican aquellas bandas con una densidad mayor de poros de menor tamaño (TROTTER *et al.*, 2007); tomada de TROTTER *et al.* (2007, Fig. 2D). H) Imagen de MO de la parte ventral (“posterior”) de un elemento “Pa” de *Ozarkodina confluens* (especimen BU 2627) en la que se distingue los límites marcados entre el tejido hialino (translúcido) de la corona y el tejido álbido (opaco) en el núcleo de los denticulos; tomada de DONOGHUE (1998, Fig. 5i), ancho de la imagen 392 μm . I, J) Imágenes mediante MEB de una sección longitudinal de un elemento “Pa” de *Ozarkodina confluens* (especimen BU 2622) donde, en (I) los núcleos de materia blanca se encuentran rodeados por una capa fina de tejido hialino, y en (J) se observan los canales y cavidades presentes en este tejido (DONOGHUE, 1998); tomadas de DONOGHUE (1998, Figs. 4a, b), ancho de (I) 154 μm y de J 82 μm . K) Imagen de MO mediante luz transmitida y sin analizador de *Panderodus gracilis* en el que los límites entre el tejido hialino y álbido son difusos, la línea discontinua delimita el cristal del tejido álbido donde se encuentran unas líneas oscuras correspondientes con poros alineados longitudinalmente que son confluentes con otras líneas claras equivalentes a las lamelas del tejido hialino, asimismo TROTTER *et al.* (2007) indican mediante una flecha una banda de líneas oscuras y claras dentro del tejido hialino TROTTER *et al.* (2007); tomada de TROTTER *et al.* (2007, Fig. 2E). L-N) Imágenes de MO (L) y SEM (M, N) de una sección longitudinal de *Ligonodina* s.p. Bassler (especimen BU 2624) donde, aunque en (L) se reconocen unas zonas opacas que podrían ser tejido álbido en (M) y (N) se observa que no presentan la ultraestructura de este tejido, correspondiéndose en realidad con un tipo de tejido hialino donde los cristallitos tienen forma de fibra y debido a la variación de su orientación el tejido hialino adquiere un color opaco en MO; tomada de DONOGHUE (1998; Figs. 4h-j), ancho de (L, M) 559 μm , y de N 63 μm . Ñ) Imagen de MO con luz transmitida y analizador de la sección longitudinal de un elemento “Sc” de *Cordylodus angulatus* (especimen BU 2614), en la que el tejido basal presenta fundamentalmente una microestructura botroidal o esferulítica; tomada de DONOGHUE (1998, Fig. 5b), ancho de imagen 448 μm .

Categoría Principal	Categoría Primaria	Categoría Secundaria	Figura
Elementos coniformes	Geniculados		5.5A
	No Geniculados		5.5B
Elementos ramiformes	Alados		5.6A
	Tertiopedados		5.6B
	Digirados	Breviformes	5.6C, D
		Extensiformes	5.6E, F
	Bipennados		5.6G, H
	Dolobrados		5.6I, J
	Cuadrirramados		5.6K
Elementos rastrados			5.7
Elementos pectiniformes	Estelados		5.8A
		Esteliplanados	5.8B
		Esteliescafados	5.8C
	Pastinados		5.8D
		Pastiniplanados	5.8E
		Pastiniescafados	5.8F
	Carminados		5.9A
		Carminiplanados	5.9B
		Carminiescafados	5.9C
	Angulados		5.9D
		Anguliplanados	5.9E
	Segminados		5.10A
		Segminiplanados	5.10B
		Segminiescafados	5.10C
		Bisegminiescafados	5.10D
		Trisegminiescafados	5.10E

Figura 5.4.- Categorías morfológicas de los elementos conodontales (SWEET,1988).

sentar un amplio rango de microestructuras, no sólo entre distintos taxones, sino también en un mismo espécimen como señala DONOGHUE (1998). Este autor indica que se reconocen tejidos basales botroidales (MÜLLER & NOGAMI, 1971, SANSOM *et al.*, 1992; Fig. 5.3Ñ), con estructura lamelar (Figs. 5.3B, C), que puede presentar canales finos (MÜLLER & NOGAMI, 1971; SANSOM *et al.*, 1994) o gruesos (MÜLLER & NOGAMI, 1971), sin estructura lamelar (SANSOM *et al.*, 1994), aunque lo más común es que sean de tipo lamelar pero sin canales, especialmente los del orden Ozarkodinida (DONOGHUE, 1998; Figs. 5.3B-C).

TROTTER *et al.* (2007) observaron que bajo el MET, este tejido se caracterizaba por una porosidad intercrystalina (en los márgenes de los cristales) significativa con los nanocristales isométricos a alargados dispuestos, por lo general, uniformemente.

5.3.- Terminología y nomenclatura en función de la morfología de los elementos conodontales

La morfología externa de los elementos conodontales es muy variada pero, desde los primeros estudios sobre este grupo fósil, la mayoría de las formas reconocidas se han adscrito a grandes grupos morfológicos (SWEET, 1988) (Fig. 5.4).

Desde hace unas décadas, se acepta la división de los conodontos en tres grandes categorías morfológicas, los elementos coniformes, los elementos ramiformes y los elementos pectiniformes. SWEET (1988) utilizó esta clasificación, propuesta por este autor y ya presente en el Volumen W (Suplemento 2) del *Treatise on Invertebrate Paleontology* (CLARK *et al.*, 1981), aunque incorporó un cuarto grupo morfológico, el de los elementos rastrados (SWEET, 1988).

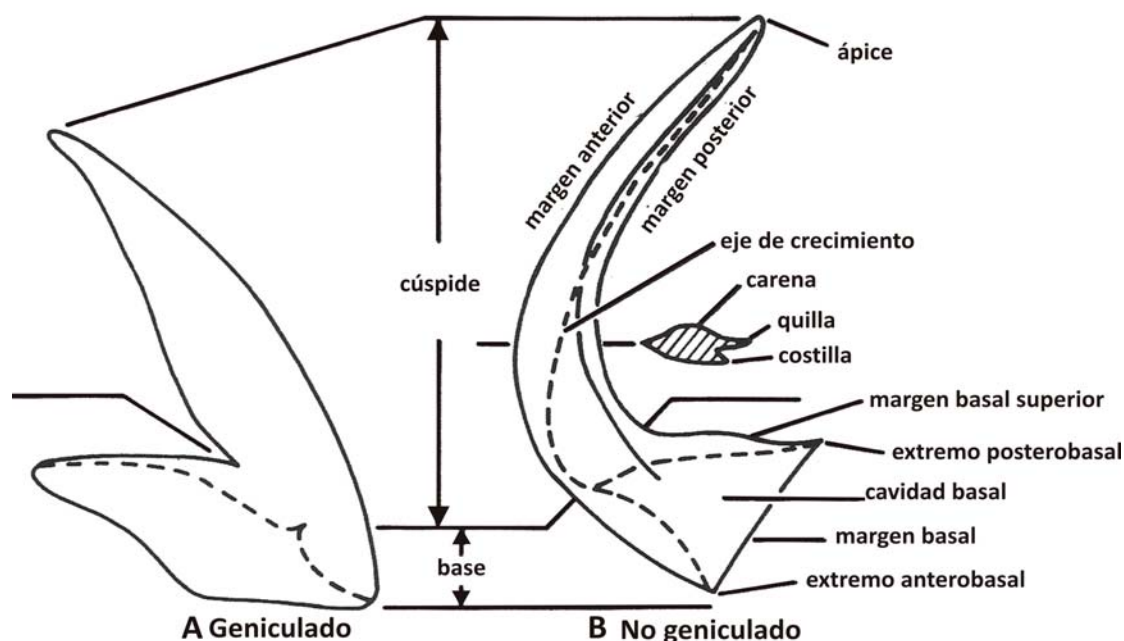


Figura 5.5.- Terminología en elementos coniformes. A) elementos geniculados. B) elementos no geniculados. Figura original de LINDSTRÖM (1955) modificada por SWEET (en CLARK *et al.*, 1981; 1988)

Elementos coniformes

En la literatura se los conoce también como conos simples o conos. Constan de dos partes (PANDER, 1856), una base más o menos expandida que engloba una cavidad basal subcónica y una cúspide, sólida, con un eje largo, recto o curvado, y que termina en un ápice o punta (SWEET, 1988). En estos elementos también pueden distinguirse un margen anterior, convexo, y un margen posterior, cóncavo. Para describirlos se orientan con el ápice de la cúspide hacia arriba y con el margen superior de la base horizontal.

Dentro de esta categoría existen dos grupos subordinados de elementos coniformes:

- **geniculados**—aquellos en los que el margen posterior de la cúspide y el borde superior de la base forman un ángulo agudo (Fig. 5.5A).

- **no geniculados**—aquellos que presentan una transición suave entre el margen posterior de la cúspide y el borde superior de la base (Fig. 5.5B).

Además, dependiendo de la relación de la cúspide con la base, la primera de ellas puede describirse como proclinada, erecta, reclinada o recurvada.

Elementos ramiformes

A estos elementos también se los ha denominado como barras, y se caracterizan porque al menos uno de los bordes de la base se extiende hacia la parte “anterior”, “posterior” o “lateral”, alejándose de la cúspide, para formar unas estructuras denominadas procesos, cuyos márgenes superiores suelen estar serrados, aunque no necesariamente (SWEET, 1988). Para que un elemento se denomine ramiforme, al menos uno de estos procesos debe ser serrado en su margen superior.

Los elementos individuales del borde serrado del proceso se denominan denticulos, y pueden ser de menor, igual o mayor tamaño que la cúspide en longitud y anchura. Los procesos pueden ser, entonces, serrados (con denticulos) o aserrados (sin denticulos).

Para determinar el tipo de proceso, si es “anterior”, “posterior” o “lateral”, es necesario orientar el elemento. Su orientación es similar a la de los elementos coniformes, con el ápice de la cúspide hacia arriba y con el margen superior de la base de la parte del elemento que es congruente con el margen cóncavo de la cúspide (el margen posterior), horizontal. De esta forma podemos distinguir los distintos procesos:

- el proceso “anterior” es aquel que es continuo con el lado convexo de la cúspide.
- el proceso “posterior” es aquel que es continuo con el lado cóncavo de la cúspide.
- los procesos “laterales” son las extensiones de la base hacia los lados del elemento.

Dentro de este grupo se reconocen siete tipos morfológicos mayores:

Ramiformes alados—elementos simétricos, con un plano de simetría lateral (Fig. 5.6A). Carecen de proceso “anterior” pero poseen un proceso “posterior” y procesos “laterales” a cada lado de la cúspide. Los

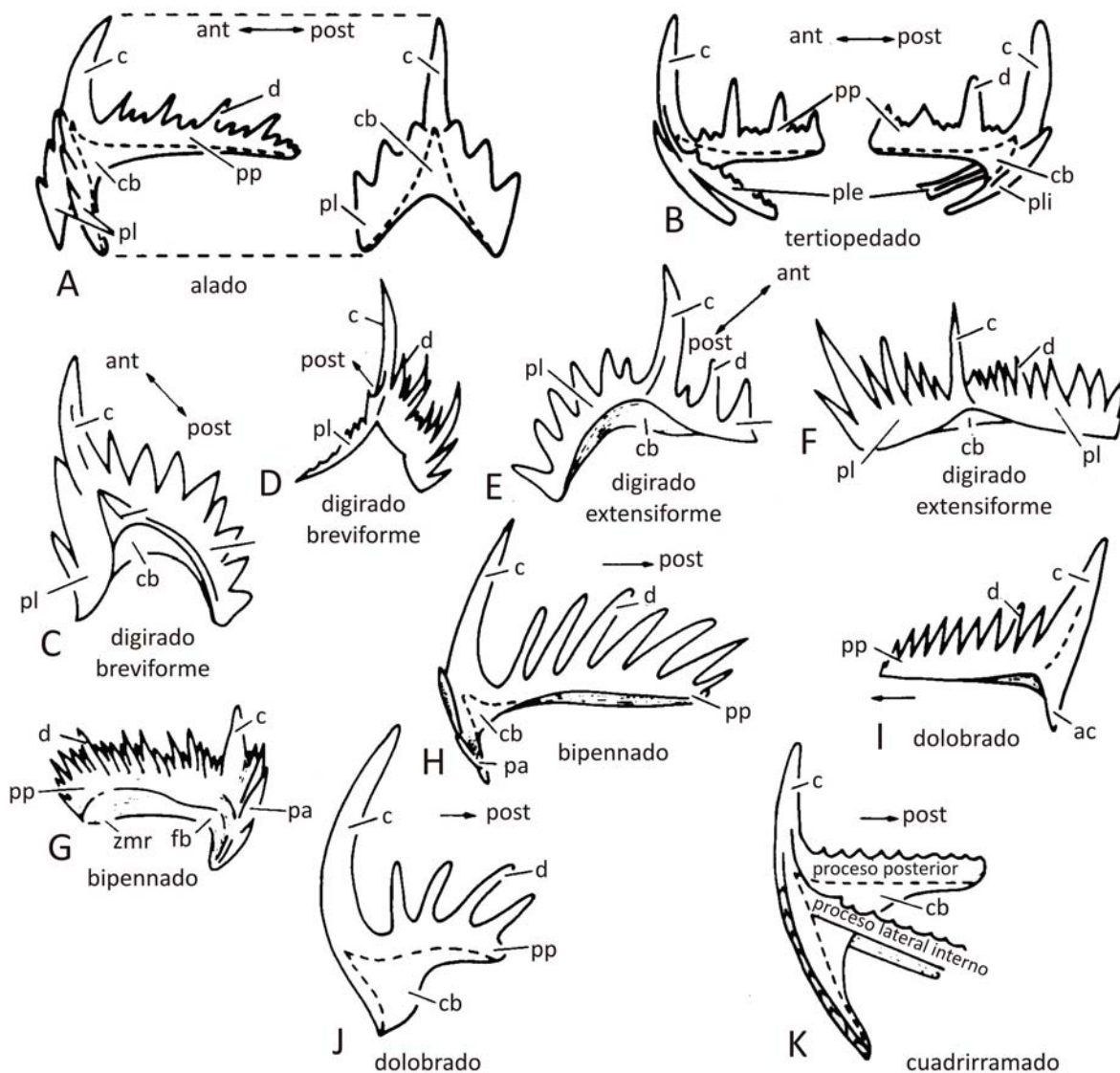


Figura 5.6.- Elementos ramiformes y su orientación según SWEET (en CLARK *et al.*, 1981; 1988). c: cúspide; cb: cavidad basal; d: denticulo; fb: fósula basal; pa: proceso anterior; pl: proceso “lateral”; ple: proceso “lateral externo”; pli: proceso “lateral interno”; pp: proceso “posterior”; zmr: zona de margen basal recesivo.

procesos “laterales” suelen dirigirse “aboralmente”, formando una estructura arqueada característica que en vista “anterior” o “posterior” se denomina arco “anterior”, con la cúspide en su cima. El proceso “posterior” puede ser largo y denticulado, mientras que en otros, es corto y adenticulado.

Ramiformes tertiopedados—presentan un proceso “posterior”, que suele ser largo y denticulado, y procesos “laterales” a ambos lados de la cúspide, que no están simétricamente dispuestos respecto a ésta (Fig. 5.6B).

Ramiformes digirados—son comparables con elementos alados y tertiopedados en número y orientación de los procesos, pero son individualmente asimétricos. Los procesos “laterales” tienen igual desarrollo y sus extremos distales se curvan en direcciones opuestas. SWEET (1988) señala que dentro de este último tipo pueden distinguirse elementos digirados breviformes, cuyos procesos suelen ser más cortos y cuya curvatura “anterior” o “posterior”, co-

mienza desde el punto de unión con la cúspide (Figs. 5.6C, D), y elementos digirados extensiformes, que presentan procesos “laterales” largos que suelen alejarse de la cúspide antes de curvarse “anterior” o “posteriormente” en su parte distal (Figs. 5.6E, F).

Ramiformes bipennados—son elementos que sólo tienen dos procesos, uno “anterior” y otro “posterior”, respecto a la cúspide (Figs. 5.6G, H). El proceso “posterior” suele ser más largo que el “anterior” y en muchos de estos elementos puede ser curvo o estar desviado “lateralmente”. Generalmente el proceso “anterior” carece de denticulos, y en pocos ejemplares, el proceso “anterior” es denticulado y el “posterior” adenticulado. Representan un tipo intermedio entre digirados y dolobrados.

Ramiformes dolobrados—poseen únicamente un proceso “posterior” y suelen tener forma de pico en vista “lateral”. Pueden presentar una proyección de la parte anterior del margen basal denominada anticúspide (Figs. 5.6I, J).

Figura 5.7.- Elementos rastrados y su orientación según SWEET (en CLARK *et al.*, 1981; 1988); c: cúspide; d: denticulo y s: surco.

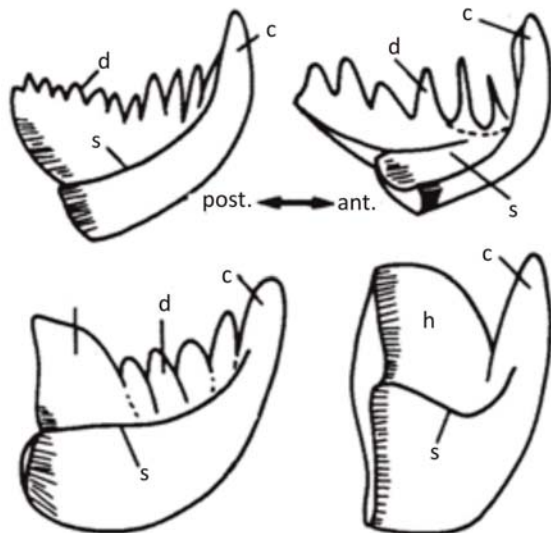
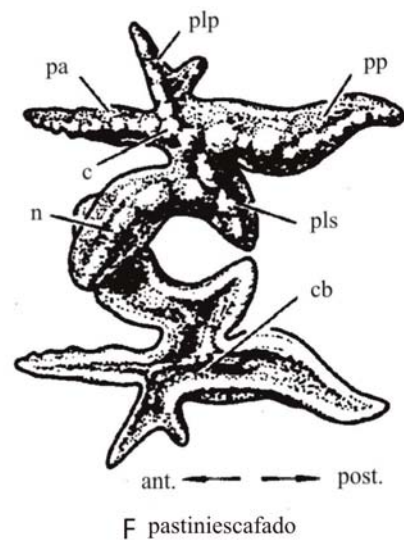
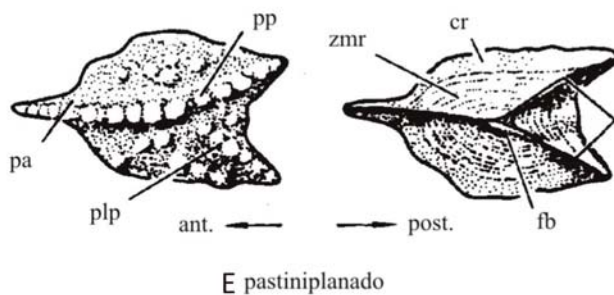
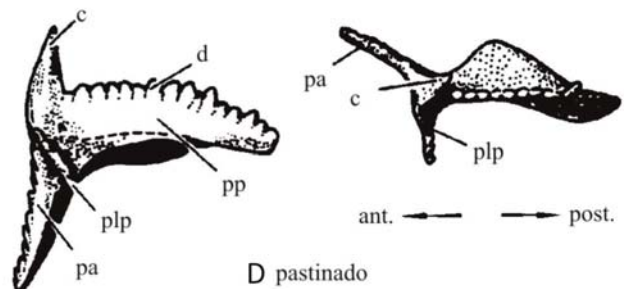
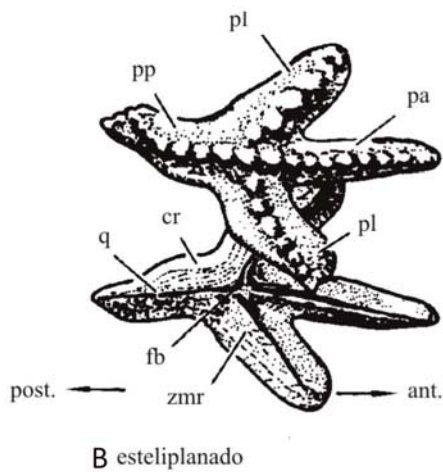
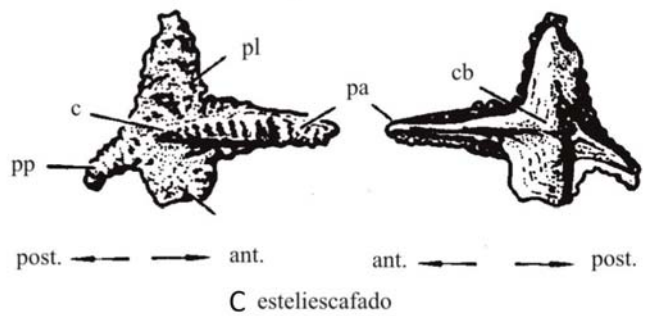
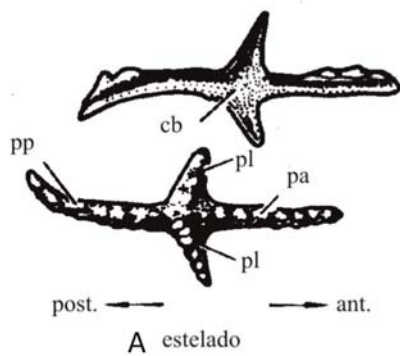


Figura 5.8.- Elementos pectiniformes y su orientación según SWEET (en CLARK *et al.*, 1981; 1988). c: cúspide; cb: cavidad basal; d: denticulo; fb: fósula basal; pa: proceso anterior; pl: proceso "lateral"; plp: proceso "lateral" primario; pls, proceso "lateral" secundario; pp: proceso "posterior"; zmr: zona de margen basal recesivo.



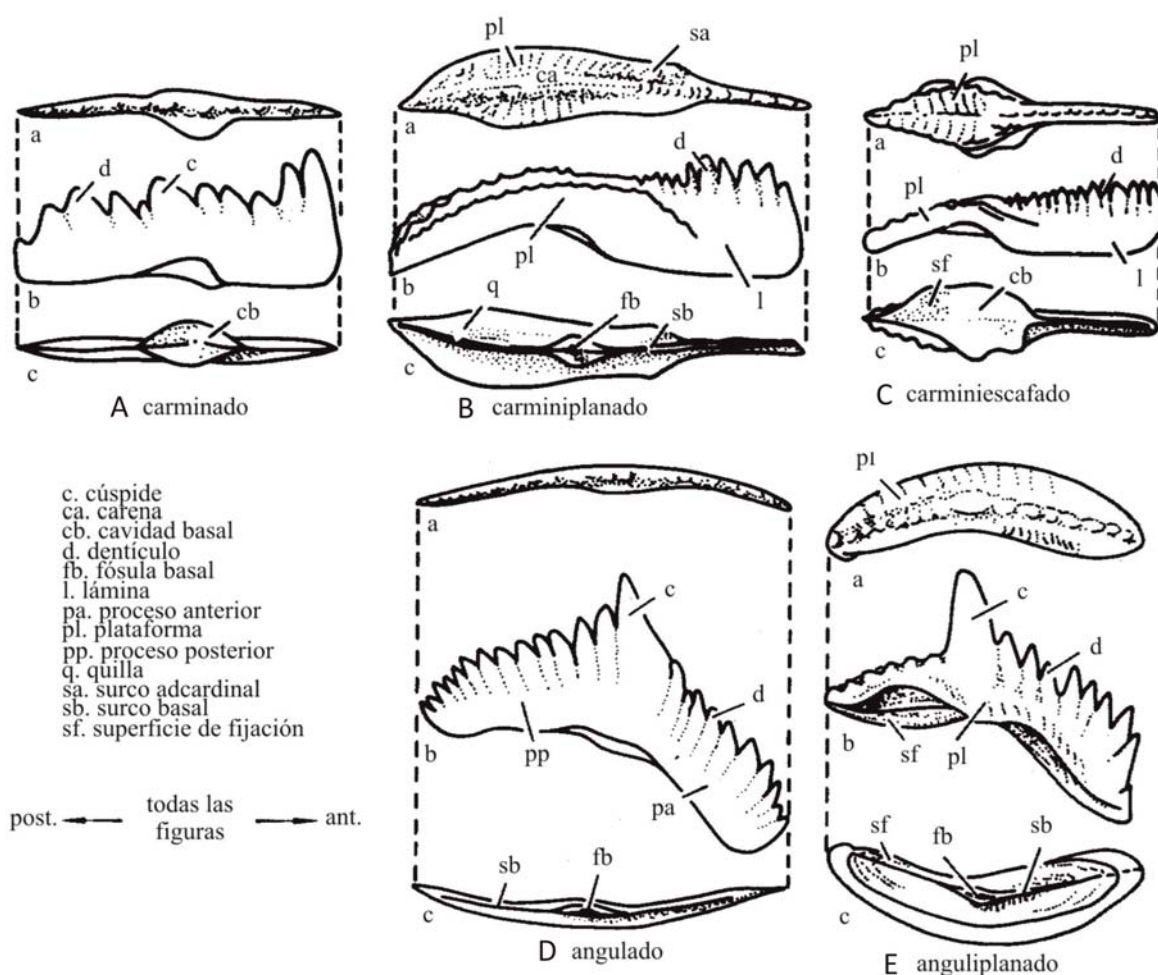


Figura 5.9.- Elementos pectiniformes y su orientación según SWEET (en CLARK *et al.*, 1981; 1988).

Ramiformes cuadrirramados—son elementos ramiformes con cuatro procesos, “anterior”, “posterior” y un proceso “lateral” a cada lado de la cúspide (Fig. 5.6K). Son bastante poco frecuentes.

Elementos rastrados

SWEET (1988) menciona que necesitó acuñar este término para denotar una morfología que no había sido descrita en la literatura existente.

Son básicamente elementos coniformes que carecen de estructuras comparables a los procesos de los elementos ramiformes típicos, pero que desarrollan denticulos en el margen cóncavo o posterior de la cúspide (Fig. 5.7).

Elementos pectiniformes

A estos elementos también se los conoce como de lámina o de plataforma. Como señala SWEET (1988), en distintos estudios se observó que estos elementos ocupaban posiciones similares en sus respectivos aparatos (la posición P), de forma que para los investigadores de este grupo resultó incongruente seguir reconociendo las dos categorías anteriores y decidieron agruparlos bajo un único término.

Los elementos de lámina presentan una cúspide que se sitúa encima del ápice de la cavidad o de la fosa basal, y uno o varios procesos que se extienden alejándose de la cúspide. Los procesos suelen estar comprimidos “lateralmente” y también suelen ser más altos que los procesos de los elementos ramiformes.

Se puede distinguir entre procesos primarios, si se proyectan desde la cúspide y si su parte inferior se encuentra ocupada por una extensión de la cavidad o de la fósula basal, y procesos secundarios, si son extensiones de los primeros y si se unen a ellos en cualquier punto menos en el extremo proximal.

Estos elementos de lámina se pueden dividir en cinco categorías:

Pectiniformes estelados—presentan al menos cuatro procesos primarios: un proceso “anterior”, otro “posterior” y dos “laterales” (Figs. 5.8A-C). Pueden presentar también procesos secundarios.

Pectiniformes pastinados—tienen tres procesos primarios, “anterior”, “posterior” y “lateral” (Figs. 5.8D-F).

Pectiniformes carminados—estos elementos

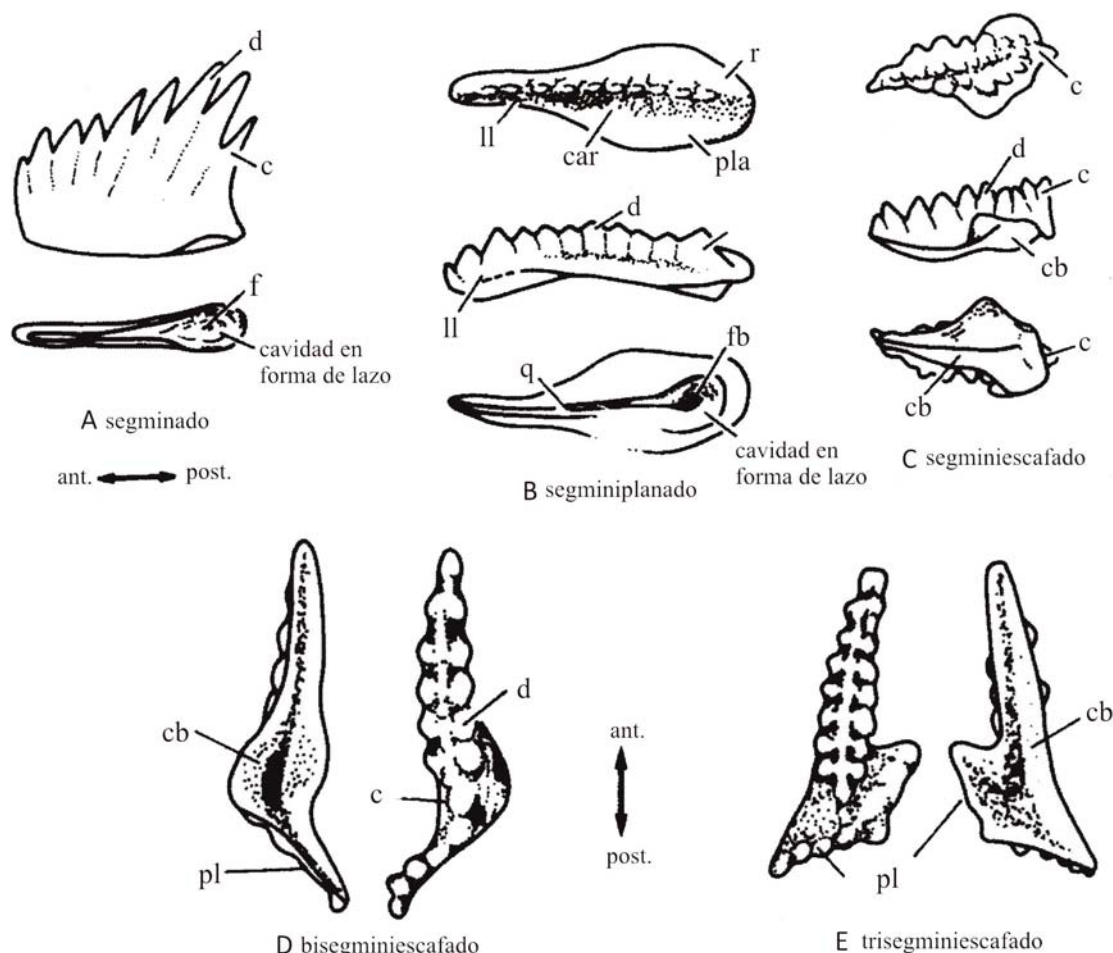


Figura 5.10.- Elementos pectiniformes y su orientación según SWEET (en CLARK *et al.*, 1981; 1988). c: cúspide; cb: cavidad basal; d: denticulo; f: fósula; fb: fósula basal; ll: lámina libre; pla: plataforma; pl: proceso "lateral"; q: quilla; zmr: zona de margen basal recesivo.

tienen dos procesos primarios, uno "anterior" y otro "posterior" (Figs. 5.9A-C). Su eje longitudinal en vista lateral es recto.

Pectiniformes angulados—presentan también dos procesos primarios, "anterior" y "posterior" pero, en vista lateral su eje longitudinal se encuentra arqueado debajo de la cúspide (Figs. 5.9D, E).

Pectiniformes segminados—sólo tienen un proceso, que es "anterior", con la cúspide en el extremo "posterior". Pueden tener uno o varios procesos "laterales", utilizándose los sufijos -bi y -tri en función del número de procesos (Figs. 5.10).

Los elementos de plataforma constan de unas extensiones laterales, variablemente desarrolladas. La parte "anterior" de este elemento pectiniforme se denomina lámina, mientras que la parte "posterior" se conoce con el nombre de plataforma. La lámina puede ser libre si no presenta ningún tipo de extensión lateral, o fija, si se distingue del resto del elemento por presentar extensiones laterales más estrechas que las de la plataforma.

Las cinco formas análogas para los elementos de plataforma, se nombran utilizando las cinco categorías definidas para los elementos pectiniformes laminados

(estelados, pastinados, carminados, angulados y segminados) añadiendo, además, un sufijo que hace referencia al tipo de unión que existe en la base del elemento, entre la corona y el cuerpo basal.

Si el elemento de plataforma presenta una amplia cavidad basal que ocupa toda o gran parte de la base se dice que es -escafado. En cambio, si lo que presenta en la base es una fosa basal situada debajo de la cúspide y un área amplia que la rodea de margen basal recesivo, se dice que el elemento es -planado. De esta forma tendremos elementos esteliplanados y esteli-escafados, carminiplanados y carminiescafados, etc.

5.4.- Morfotaxonomía y taxonomía multielemental

PANDER (1856) dudaba si un mismo individuo presentaba elementos conodontales de un único tipo morfológico, o si por el contrario, podían ser de distintas morfologías. Debido a esto, decidió clasificar los elementos discretos en función de su forma individual. Esta forma de diagnosis taxonómica se denominó morfotaxonomía.

Algunos investigadores (HINDE, 1879; SCHMIDT, 1934; SCOTT, 1934) observaron como menciona SWEET (1988), que en asociaciones naturales encontradas en

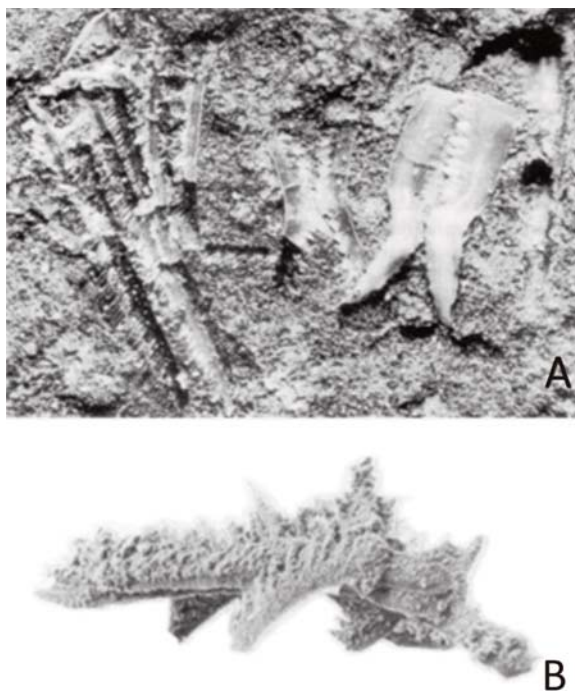


Figura 5.11.- A) Asociación natural en un plano de estratificación de materiales del Carbonífero de Bailey Falls (Illinois, E.E.U.U.) (DuBois, 1943); B) Cluster de las capas Granton. Ambas imágenes tomadas de ALDRIDGE (1987).

planos de estratificación, los elementos discretos presentaban distintas morfologías y en algunas de ellas incluso encontraron patrones de distribución y de orientación (Fig. 5.11A). Los autores citados interpretaron cada asociación natural como perteneciente a un único individuo, que contenía elementos que representaban tipos morfológicos distintos.

En 1964, REXROAD & NICOLL, publicaron los primeros estudios basados en clusters, que son un tipo de asociación natural formada por elementos conodontales yuxtapuestos sobre el sedimento que durante la diagénesis se fusionaron (Fig. 5.11B). En los clusters puede estar representada una parte o la totalidad del aparato conodontal y se obtienen en el residuo insoluble una vez que la roca ha sido tratada químicamente. Otros autores, como WALLISER (1964) y BERGSTRÖM & SWEET (1966), estudiaron las asociaciones o grupos recurrentes. Éstas son asociaciones de elementos, de una morfología concreta, que pueden reconocerse con una cierta constancia dentro de las grandes colecciones de elementos discretos, y que para muchos investigadores eran similares a las que se observan en las asociaciones naturales. El análisis de los clusters y de las asociaciones recurrentes proporcionaron nuevos argumentos a los investigadores que comenzaban a defender una taxonomía basada en la naturaleza multielemental del aparato conodontal.

BERGSTRÖM & SWEET (1966), SCHOPF (1966) y WEBERS (1966) demostraron que la morfotaxonomía era inadecuada desde el punto de vista biológico. Se basaron en que se estaban empleando numerosos nombres específicos establecidos a partir de la forma de elementos

discretos, cuando se había demostrado, mediante los estudios de asociaciones naturales, clusters y asociaciones recurrentes, que muchos de esos elementos, que se identificaban como especies distintas, en realidad formaban parte de un aparato multielemental, que pertenecía a una única especie biológica.

A continuación se desarrolló una etapa de transición entre una y otra base taxonómica, y de adaptación a la taxonomía multielemental, que es la que se ha terminado adoptando siempre que el material obtenido lo permitiese. En las publicaciones de esta etapa se observa como los aparatos conodontales que anteriormente presentaban elementos de diferentes taxones, se los considera como pertenecientes a una única especie mientras que a los elementos que los componen se les designa con el nombre genérico que tenían más el sufijo -iforme o -ido (por ejemplo, el aparato multielemental de *Gnathodus*, compuesto por diversos elementos que según la morfotaxonomía se denominaron como *Hibbardella* o *Hindeodella*, con la taxonomía multielemental, muchos autores pasaron a llamarlos, hibbardeliformes o hibardélidos, o hindeodelliformes o hindeodélidos). Diversas clasificaciones de tipo multielemental fueron propuestas durante este período, como indican RHODES & AUSTIN (en CLARK *et al.*, 1981) y SWEET (en CLARK *et al.* 1981). Por ejemplo, SWEET (1970) y JEPSSON (1971) reconocieron dos tipo de aparatos mutielementales cada uno, mientras que LINDSTRÖM (1973) distinguió hasta 4 tipos de aparatos en función del número y tipo de elementos morfológicos distintos presentes. SWEET & BERGSTRÖM (1972) propusieron dividir los aparatos multielementales de taxones conocidos del Ordovícico en 3 grupos distintos en función de si estaban compuestos únicamente por elementos coniformes, por elementos ramiformes o por la mezcla de elementos ramiformes como de plataforma (SWEET en CLARK *et al.*, 1981). KLAPPER & PHILLIP (1971) propusieron la primera clasificación multielemental para conodontos del Devónico, en la que reconstruyeron cuatro tipos de aparatos conodontales a partir de colecciones de elementos discretos. No sólo propusieron un esquema en el que se describían la composición de los aparatos en cuanto a tipo de elementos, sino que también intentaron reconocer las posiciones homólogas de distintos tipos de elementos conodontales de diferentes aparatos expresándolas mediante una serie de símbolos. Los tipos 1 y 2 están formados por hasta 6 tipos morfológicos distintos: en el Tipo 1 se designan como P, O₁, N, A₁, A₂ y A₃ y en el Tipo 2, como P₁, O₂, N, B₁, B₂ y B₃; donde P equivale a plataforma, O a elemento ozarkodínido, N a elemento neoprioniodónido, A y B equivalen a dos series distintas de transición simétrica (KLAPPER & PHILLIP, 1971). Éstas se diferencian en el tipo de denticulación como en los tres elementos que componen la serie de transición simétrica (SWEET en CLARK *et al.*, 1981), siendo en la del Tipo 1 (A₁-A₃) elementos de tipo hindeodélido, angulodóntido y otro elemento simétrico, mientras que para la del Tipo 2 (B₁-B₃), elementos de tipo ligonodínido y dos lonchodínidos. El tipo 3 sólo incluyen 5 tipos de elementos distintos (O₂, N, B₁, B₂, B₃), caracterizándose por la ausencia del elemento

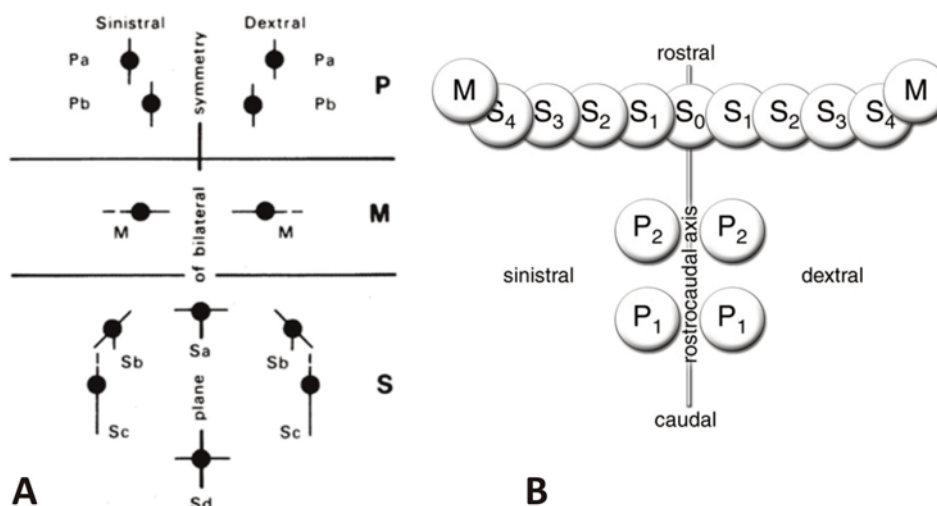


Figura 5.12.- Esquemas de notación y localización de los elementos conodontales en un aparato septimembrado, A) según SCHÖNLAUB & SWEET (1975) y modificado por SWEET (en CLARK *et al.*, 1981; 1988), B) según PURNELL *et al.* (2000).

P o de plataforma y el Tipo 4 incluyen un elemento pecetiniforme escafado de tipo icriodélido y otros dos que son de tipo coniforme o sus modificaciones (designados como I, S, y M) (KLAPPER & PHILLIP, 1971). Mediante este nuevo enfoque multielemental revisaron la taxonomía de los géneros *Icriodus*, *Polygnathus* y *Ozarkodina*, y gracias a la reconstrucción de los aparatos definieron cuatro nuevos géneros, *Parapolygnathus*, *Cryptotaxis*, *Delotaxis* y *Pedavis*.

SWEET & SCHÖNLAUB (1975) y SWEET (en CLARK *et al.*, 1981, 1988), basándose en los patrones de orientación de los elementos conodontales observados en diversas asociaciones naturales, establecieron un modelo estructural en dos dimensiones del aparato conodontal (Fig. 5.12A). En este modelo los elementos conodontales ocupan una serie de posiciones en función de su morfología (elementos y posiciones P, M y S), y en él se identifican y ordenan las formas homólogas de las distintas especies.

MERRIL *et al.* (1990) determinaron que los elementos que componen los aparatos conodontales proporcionan información sobre la jerarquía taxonómica en función de su categoría (P, M, o S) y sobre la capacidad de evolución de los elementos conodontales pertenecientes a las distintas categorías. Por lo general, los elementos de la categoría S proporcionan información a nivel de familia y serían los más conservadores en cuanto a capacidad de evolución; los de la categoría M informan a nivel genérico, y su capacidad de evolución sería algo mayor que la de los S; por último, los elementos de la categoría P, informan a nivel específico y presentan una capacidad de evolución muy rápida. Debido a esto, muchos autores centran sus investigaciones a nivel específico, utilizando sólo los elementos que ocupan las posiciones P, por lo que en ocasiones, obtener información taxonómica del resto de elementos que componen el aparato conodontal resulta complicado.

5.5.- Terminología y nomenclatura en función de la posición del elemento conodontal dentro del aparato conodontal

Las asociaciones naturales y los clusters no solo fueron fundamentales para la sustitución de la morfotaxonomía por la taxonomía multielemental como base taxonómica en el grupo fósil de los conodontos sino también para los estudios paleobiológicos sobre la arquitectura de los aparatos conodontales y la posición de los elementos discretos dentro de ellos.

Distintos modelos estructurales fueron propuestos, como los de pero fue el de SWEET & SCHÖNLAUB (1975) el que mayor aceptación tuvo por parte de los investigadores de este grupo fósil. En este modelo describieron las posiciones de elementos discretos para aparatos con seis elementos de morfología distinta, de tal forma que también pudiera aplicarse la terminología propuesta por los autores a aparatos compuestos por un número menor o mayor de tipos morfológicos de conodontos.

SWEET (en CLARK *et al.*, 1981) propuso además, que los aparatos conodontales deberían describirse, mediante una primera aproximación, como unimembrados o multimembrados, en función del número de tipos morfológicos de elementos discretos que presentasen. En el caso de ser multimembrados, debería indicarse mediante un prefijo, la cantidad de elementos morfológicos distintos presentes, por ejemplo: bimembrados, trimembrados, hasta septimembrados.

En la Figura 5.12A se encuentra representado en dos dimensiones, el modelo estructural propuesto por SWEET y SCHÖNLAUB (1975). Los autores se basan para su reconstrucción en que los elementos discretos que constituyen los aparatos conodontales de la mayoría

de las especies identificadas en asociaciones naturales completas, pueden ser divididos en tres categorías principales designadas con las letras P, M y S. Los elementos S se ubicarían en la parte anterior del aparato conodontal (cerca del orificio que se atribuye a la boca), los elementos M se encontrarían en una posición intermedia, y los elementos P se ubicarían en su parte posterior. Para SWEET (1988):

Elementos o posiciones P—deriva del término *pectinate* (pectinado, con forma de peine). Estas posiciones suelen estar ocupadas en las asociaciones naturales por elementos pectiniformes o ramiformes especializados. Por lo general, los aparatos suelen estar formados por dos elementos P distintos, que fueron denominados elementos “Pa” y “Pb”.

Elementos o posiciones M—deriva del término *makeliforme* (forma de pico). Se encuentran ocupadas por un par de elementos ramiformes, que pueden ser dolo-brados arqueados, bipennados o digirados breviformes, o por elementos coniformes geniculados.

Elementos o posiciones S—pueden estar ocupadas en principio por cuatro elementos morfológicos distintos, que fueron designados como “Sa”, “Sb”, “Sc” y “Sd”. Las posiciones “Sa” están ocupadas por elementos coniformes o ramiformes alados; las “Sb” por elementos ramiformes digirados o tertio-pedados; y las “Sc”, por elementos ramiformes bipennados o dolo-brados. Los elementos de estas tres posiciones pueden formar series de transición simétricas. La posición “Sd” no tiene que estar ocupada necesariamente en todos los aparatos, pero en los aparatos septimembrados, lo está por elementos ramiformes cuadrirramados.

SWEET (1988) señaló que las posiciones S podrían estar ocupadas por más de tres elementos, aunque sólo proporcionó la terminología para los anteriores, por lo que sugirió que para describir y posicionar estos nuevos elementos habría que emplear categorías intermedias como “Sa-b” o “Sb-c.” Consideró, además, que designar a las posiciones intermedias en las series de transición como “Sd”, como muchos autores habían hecho para localizar aquellos elementos en posiciones intermedias entre los “elementos Sa” y “Sb”, no sería apropiado. Este autor considera que los elementos “Sd” tienen una posición axial ocupada por elementos cuadrirramados por lo que no debería emplearse en la notación de elementos de aparatos conodontales de tipo ozarkodínido.

En los aparatos conodontales, muchos de sus componentes se encuentran situados en parejas dispuestas simétricamente respecto a un plano de simetría bilateral. Debido a esto, SWEET (1988) indicó que un aparato septimembrado podría estar constituido por hasta catorce elementos discretos correspondientes a siete tipos morfológicos distintos, aunque el número de elementos podría reducirse a trece si uno de ellos fuese ramiforme alado y simétrico en sí mismo.

El descubrimiento de un mayor número de asociaciones naturales ha permitido un mejor conocimiento multielemental de los aparatos conodontales, tanto de su orientación, la de los elementos que los componen, como de la posición que éstos ocupan dentro de los aparatos. Esto permitió a PURNELL *et al.* (2000) proponer el concepto de “homología basada en la topología”, y no en la morfología, como era habitual. Este concepto representa según los autores una hipótesis de similitud entre elementos basada en las relaciones topológicas, que posee información filogenética potencial, entendiendo como topología el número y tipo de relaciones espaciales relativas entre los elementos del aparato conodontal. Según este concepto, no hay que basar las homologías en función de la similitud morfológica, porque como señalan PURNELL *et al.* (2000) si tenemos en cuenta el aparato conodontal de taxones que no pertenezcan al orden Ozarkodínida, las posiciones P no están ocupadas por elementos pectiniformes de plataforma (común en este grupo), sino por elementos ramiformes bipennados como es el caso del aparato conodontal perteneciente al género *Kladognathus*.

En base a lo anterior, PURNELL *et al.* (2000) formalizaron el esquema ‘PMS’ de SWEET & SCHÖNLAUB (1975). Los elementos en posición S se localizarían en la parte “anterior” (rostralmente) y de forma simétrica respecto al plano sagital. Los elementos M no ocuparían en el aparato conodontal una posición intermedia o central, sino que se colocarían en la parte rostral (“anterior”), lateral y/o dorsal respecto a los elementos S que ocuparan la posición más externa. Por último, los elementos P se localizarían caudalmente (hacia la parte “posterior”) respecto de los elementos en posición S y algo más dorsalmente (Figs. 5.12B y 5.13). Al mismo tiempo, estos autores denotan con un subíndice numérico a los elementos conodontales de las posiciones P y S para indicar su ubicación concreta dentro de éstas. De esta forma, los elementos de las posiciones P se numeran desde la parte caudal a rostral, mientras que los elementos en las posiciones S desde el eje rostrocaudal hacia la parte externa, excepto el elemento S_0 que se localizaría sobre el plano sagital. La determinación de cada elemento respecto de su posición es independiente de su morfología. En taxones donde los elementos que ocupan las posiciones S_3 y S_4 son muy similares y es difícil diferenciarlos a partir de la asociación natural PURNELL *et al.* (2000) sugieren emplear la notación $S_{3/4}$. Para indicar si son formas dextrales o sinestrales emplean superíndices alfabéticos empleando la letra de cada término. Por ejemplo, un elemento que se localizar en la posición P, en la ubicación más caudal o “posterior” y fuera dextral se denotaría como P_1^d .

PURNELL *et al.* (2000) también propusieron una terminología para la notación anatómica como de la orientación de los elementos conodontales que presentan procesos con denticulos según el esquema ‘PMS’, basada en un mayor conocimiento de la posición biológica del aparato conodontal y de los elementos dentro de éste (Figs. 5.13 y 5.14).

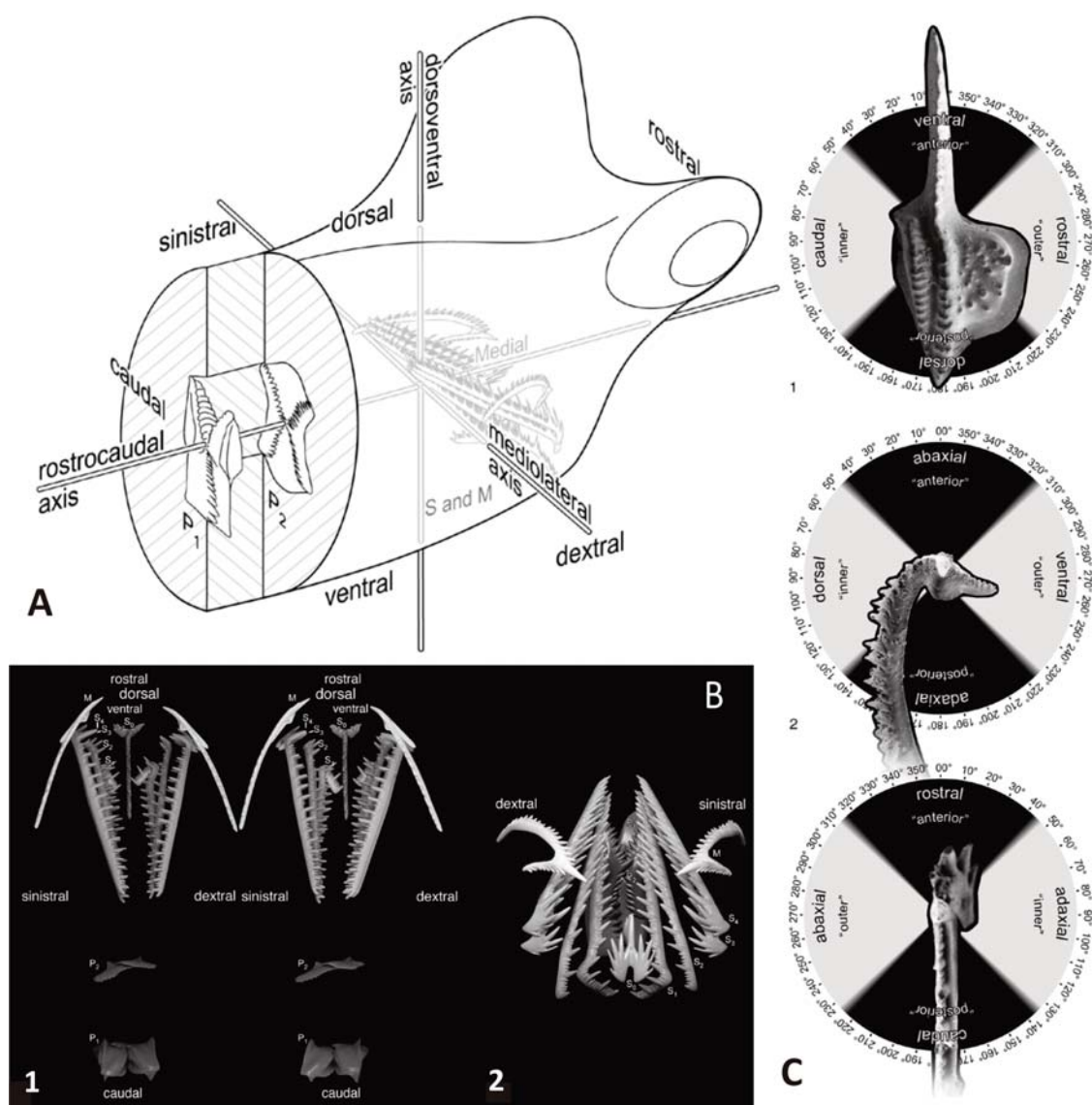


Figura 5.13.- A) Orientación biológica de los elementos conodontales en un conodonto ozarkodínido; B) Orientación biológica y anatómicas, y notación de los elementos conodontales basada en su topología, siendo: 1. Par estereográfico de un aparato conodontal ozarkodínido orientado dorsoventralmente y 2. Figura del aparato ozarkodínido en vista rostrocaudal; C) Comparación de términos en la notación convencional y en la basada en su orientación biológica para el aparato conodontal de un ozarkodínido -*Gnathodus bilineatus*-. Figuras tomadas de PURNELL *et al.* (2000).

Como indican PURNELL *et al.* (2000), la terminología *Pn-Sn* se define para expresar homología en función de la topología y sólo puede emplearse en aquellos taxones de los que se posee evidencia topológica directa (i.e. la obtenida a partir de asociaciones naturales). En aquellos taxones de los que se desconozca su aparato conodontal recomiendan seguir empleando el esquema “PMS” de SWEET & SCHÖNLAUB (1975) y la terminología de SWEET (en CLARK *et al.*, 1981; 1988), para expresar analogía, aunque no necesariamente homología. Para no crear confusión respecto a este tema, los primeros autores sugieren entrecorrelar las notaciones (por ejemplo, “Pa”, “Pb”).

La arquitectura del aparato conodontal que se adopta en esta Tesis Doctoral es la empleada en la revisión realizada por PURNELL *et al.* (2000) con elemen-

tos P, M y S, y para la descripción de estos elementos se ha empleado la terminología de SWEET (1988) pero adaptada a la propuesta por PURNELL *et al.* (2000). Como se trata de un cambio sustancial en la terminología, especialmente en las descripciones detalladas de los elementos conodontales, su aplicación puede resultar confusa, de forma que se ha seguido la sugerencia de PURNELL *et al.* (2000) y entrecorrelar los términos que se han empleado de forma generalizada en las descripciones hasta la actualidad y presentar una tabla con los términos equivalentes en función del tipo de elemento, P, M o S, propuestos por PURNELL *et al.* (2000) (Fig. 5. 14).

En algunos casos se desconoce la asociación natural para una especie o género determinado y, por lo tanto, no se conoce el número de elementos S y/o su

Posición del elemento	Término convencional	Posición relativa a la cúspide	Orientación biológica correcta
P	anterior (basado en la cúspide y la cavidad basal)	“anterior”	ventral
	posterior (basado en la cúspide y la cavidad basal)	“posterior”	dorsal
	interno (basado en la curvatura)	“interno”	caudal
	externo (basado en la curvatura)	“externo”	rostral
	superior (oral)		oral o adaxial
	inferior (aboral)		aboral o abaxial
M	anterior (basado en la cúspide y la cavidad basal)	“anterior”	abaxial o lateral
	posterior (basado en la cúspide y la cavidad basal)	“posterior”	adaxial o medial
	interno (basado en la curvatura)	“interno”	dorsal
	externo (basado en la curvatura)	“externo”	ventral
	superior (oral)		rostral
	inferior (aboral)		caudal
S	anterior (basado en la cúspide y la cavidad basal)	“anterior”	rostral
	posterior (basado en la cúspide y la cavidad basal)	“posterior”	caudal
	interno (basado en la curvatura)	“interno”	adaxial, medial o interno
	externo (basado en la curvatura)	“externo”	abaxial, lateral o externo
	superior (oral)		oral o dorsal
	inferior (aboral)		aboral o ventral
Término		Definición	
rostral	perteneciente a o próximo al extremo “anterior”, frontal o cabeza (rostrado: dirigido hacia el extremo rostral)		
caudal	perteneciente a o próximo al extremo “posterior”, distal o cola (caudado: dirigido hacia el extremo caudal)		
dorsal	perteneciente a o próximo a la espalda o superficie superior (dorsado: dirigido hacia el extremo dorsal)		
ventral	perteneciente a o próximo al abdomen o superficie inferior (ventrado: dirigido hacia el extremo ventral)		
medial	perteneciente a o próximo al plano sagital (mediado: dirigido hacia el extremo medial)		
lateral	perteneciente a o próximo al costado o lateral (laterado: dirigido hacia el extremo lateral)		
adaxial	perteneciente a o próximo al eje rostrocaudal		
abaxial	distante al eje rostrocaudal		
oral	perteneciente a o próximo a al boca o cavidad orofaríngea; se corresponde con la superficie funcional denticulada del elemento		
aboral	distante de u opuesto a al boca o cavidad orofaríngea; se corresponde con la parte del elemento que presenta la cavidad o fósula basal		

Figura 5.14.- Terminología y nomenclatura de los elementos conodontales en función de la topología según PURNELL *et al.* (2000).

posición en el aparato conodontal [las posiciones P_1 , P_2 , M y S_0 pueden inferirse a partir del conocimiento del aparato de los integrantes de la Familia Ozarkodina, proporcionado por PURNELL & DONOGHUE, (1997, 1998)]. En estas situaciones, en la presente Tesis Doctoral al referir a la posición posiblemente ocupada por un elemento determinado, se establece su posición general, y se entrecorilla la notación que ha sido empleada usualmente para referirse a ese elemento, por ejemplo, un elemento de tipo Sb será referido como elemento "Sb", para estar en concordancia con la terminología propuesta por PURNELL *et al.* (2000) de forma que se indica una analogía pero no necesariamente una homología, como indican los autores.

5.6.- Afinidades zoológicas

El animal "conodonto"

La naturaleza del conodonto o animal "conodonto", ha sido históricamente objeto de una gran especulación, principalmente, debido a la ausencia de partes blandas conservadas, ya que aunque se realizaron diversos descubrimientos de posibles candidatos, éstos fueron posteriormente reinterpretados. MÜLLER (1981) realizó un resumen de las afinidades postuladas para el animal portador de los elementos conodontales desde 1856, siendo interpretados como restos de plantas (algas, plantas vasculares), conuláridos, asquelmintos (estructuras copula-

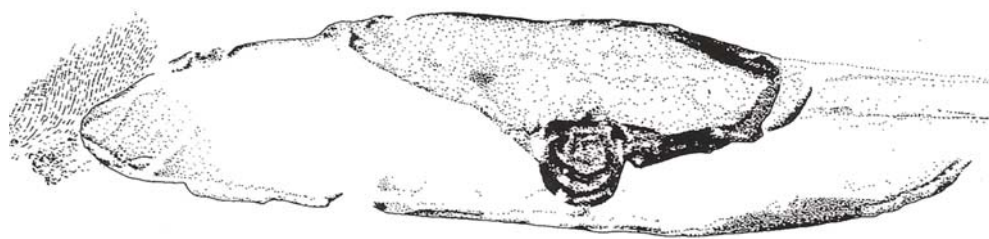


Figura 5.15.- *Conodontochordata*. Fósil descubierto por MELTON (1971, 1972) procedente del Miembro Bear Gulch de Montana. Tomada de ALDRIDGE (1987).

doras de nemátodos, priapulidos, dientes de rotífero, etc.), gnatostomados, rádulas de moluscos, mandíbulas de anélidos, órganos de artrópodos, lofoforados, que-tognatos y cordados como agnatos (incluyendo ciclos-tomados), seláceos, ostracodermos, placodermos y varias formas de vertebrados primitivos.

En 1943, DU BOIS, encontró asociados elementos conodontales con una película carbonosa en los planos de estratificación del Carbonífero de E.E.U.U. Esta película podría representar, según él, una porción fosilizada de la cutícula de una criatura gusaniforme. SCOTT (1969) también halló asociaciones de conodontos y de una película de color marrón en los planos de estratificación de las Pizarras Heath del Carbonífero de Montana (E.E.U.U.) ligados a depósitos asfálticos, que también interpretó como una impresión del tejido blando de un conodonto. Años más tarde, ALDRIDGE (1987) descartó estos descubrimientos debido a que los elementos se disponían de forma caótica, estaban por lo general rotos, y no componían aparatos completos, por lo que lo más probable era que fuesen asociaciones fecales.

MELTON & SCOTT (1973) colaboraron en la publicación de una completa descripción de unos nuevos fósiles procedentes de la caliza Namuriense del Miembro Bear Gulch de Montana (E.E.U.U.), a los que consideraron como el animal “conodonto” (Fig. 5.15). Los especímenes eran alargados, con una abertura anterior y una aleta posterior. En algunos de ellos los elementos conodontales se encontraban en el intestino, mientras que en otros estaban ausentes. Concluyeron que los elementos conodontales formaban un aparato alimenticio el cual les serviría para filtrar el fitoplancton y que el animal era un nadador activo. Como sus relaciones con otros cordados no resultaban claras los asignaron a un nuevo subfilum, el subfilum *Conodontochordata*.

LINDSTRÖM (1974) y CONWAY MORRIS (1976) compartían la opinión que, en realidad, estos conodontocordados eran depredadores de conodontos, debido a que (i) no todos los especímenes descubiertos por MELTON & SCOTT (1973) presentaban conodontos, (ii) que en algunos aparecían en gran número, mucho mayor del que se observaba en las asociaciones naturales halladas en los planos de estratificación (CONWAY MORRIS, 1985) y que, además, (iii) estaban presentes en el intestino.

Aunque LINDSTRÖM (1974) no consideró los conodontocordados como conodontos, utilizó la información paleobiológica y paleoecológica obtenida a partir de ellos para interpretar el hipotético animal “conodonto” (Fig. 5.16). Según sus observaciones el animal tendría forma de barril en lugar de ser alargado, siendo la función de su aparato conodontal la de una estructura de soporte de un lofóforo tentaculado. Señaló también, que las superficies denticuladas se dispondrían apuntando hacia arriba, por lo que actuarían como una protección pasiva.

El problema surgió por la falta de evidencia de partes blandas, pero CONWAY MORRIS, (1976) apoyó el modelo de LINDSTRÖM basándose en un espécimen del Cámbrico Medio de Burgess Shale en la Columbia Británica (Canadá), que consideró como un posible conodonto y al que clasificó como *Odontogriphus omalus* CONWAY MORRIS (Fig. 5.17). Se trataba de un animal de cuerpo blando que estaba comprimido dorsoventralmente y que presentaba un tronco con anillos. Conservaba, además, la evidencia de al menos 20 estructuras de tipo dental dispuestas en un doble lazo en la parte ventral de la cabeza, rodeando la boca. CONWAY MORRIS (1976) observó que estas estructuras se asemejaban en forma y tamaño a algunos conodontos simples del Cámbrico y los interpretó como soportes internos para los tentáculos de un aparato de alimentación de tipo lofoforado, pero debido a que sólo quedaron los moldes externos no se pudieron realizar comparaciones en cuanto a composición e histología con otros organismos y por lo tanto, su estudio no resultó concluyente.

La búsqueda del animal “conodonto” continuó hasta que el paleontólogo Evan Clarkson reexaminando las colecciones de las capas Granton del Misisípico de Edimburgo depositadas en el Servicio Geológico Británico, encontró entre el material un molde y un contramolde de un organismo pequeño, anguiliforme y que presentaba elementos conodontales en la región de la cabeza. La descripción completa de este ejemplar fue publicada por BRIGGS *et al.* (1983), quienes concluyeron que se trataba, sin lugar a dudas, del animal portador de los conodontos (Fig. 5.18) y lo asignaron a la especie *Clydagnathus? cf. cavusformis* [= *Clydagnathus windsorensis* (GLOBENSKY, 1967) según PURNELL (1992)]. Estos autores, reconocieron similitudes con dos posibles grupos, los que-tognatos y los cordados, pero debido a la falta de más especímenes con evidencias de partes blandas, prefirieron asignar al conodonto a un filum separado, el Filum Conodonta.

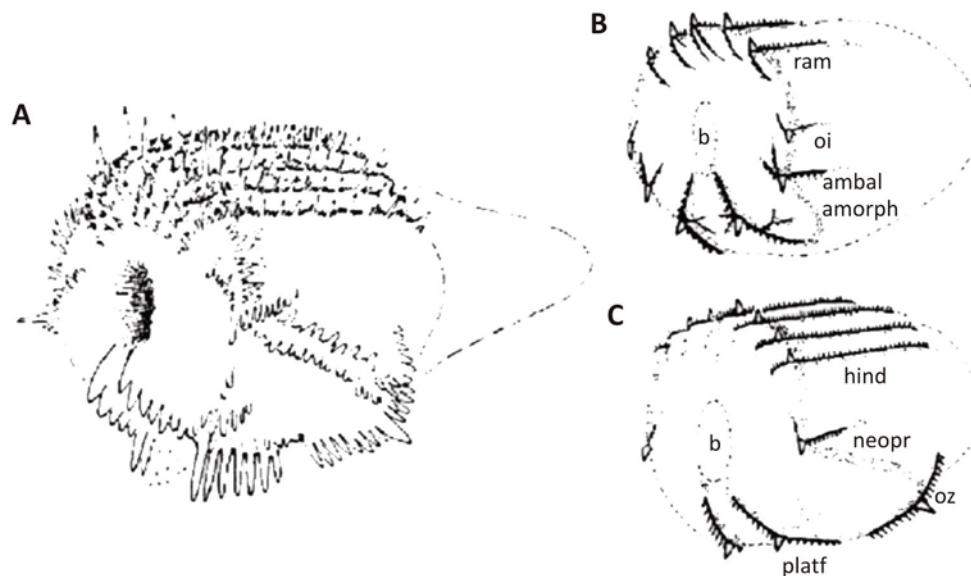


Figura 5.16.- Hipotético animal “conodonto” según LINDSTRÖM (1974). A) Reconstrucción de un miembro de la Superfamilia Polygnathacea. B) *Prioniodontus*. C) *Polygnathus*. b: boca; ram: elemento ramiforme, oi: elemento oistodiforme; ambal: elemento ambalodiforme; amorph: elemento amorphognatiforme; hind: elemento hindeodelliforme; neopr: elemento neoprionio-diforme; oz: elemento ozarkodiniforme; platf: plataforma.

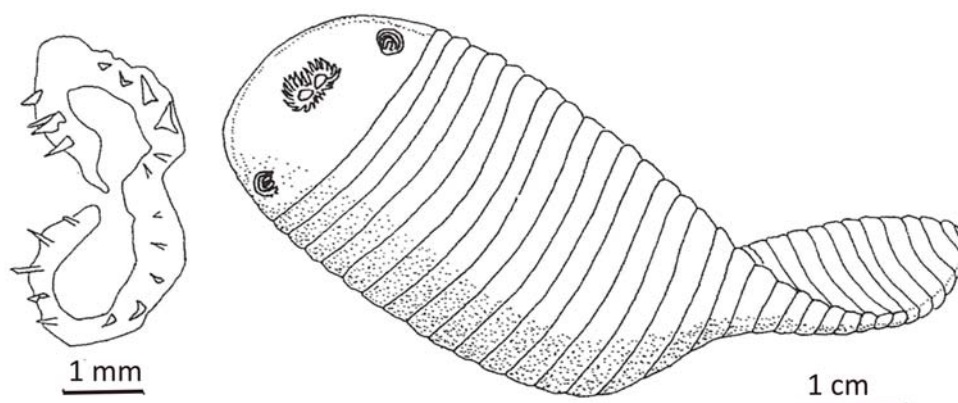


Figura 5.17.- A) Aparato alimenticio de *Odontogriphus omalus* CONWAY MORRIS observado en el molde. B) Reconstrucción de *Odontogriphus omalus* CONWAY MORRIS. Tomada de CONWAY MORRIS (1976).

Con el tiempo, las capas Granton de Edimburgo han proporcionado hasta diez especímenes, que han permitido una descripción más completa y detallada del animal (ALDRIDGE *et al.*, 1986; 1993). El aparato conodontal está presente en ocho de los diez especímenes, y todos menos dos de ellos (que representan un taxón diferente), pueden asignarse al género *Clydagnathus* en función de los elementos conodontales aunque, como señala ALDRIDGE *et al.* (1993), la determinación de la especie resulta más complicada y se mantiene abierta.

Los conodontos son pequeños, comprimidos lateralmente, anguiliformes, y eran depredadores activos (Fig. 5.18). Su longitud oscila entre los 21 mm del espécimen más pequeño (especimen nº 8) y los posibles 55 mm del espécimen más largo aunque incompleto (especimen nº 7) (ambos descritos en ALDRIDGE *et al.*, 1993). El único

especimen que conserva su longitud completa mide 40,5 mm de largo y es el espécimen nº 1, descrito por BRIGGS *et al.* (1983). La región de la cabeza es pequeña y representa, medida hasta el último elemento conodontal, un 7 % a 7,5% de la longitud total del animal. En su parte anterior presentan dos estructuras lobuladas, dispuestas simétricamente respecto al eje axial del tronco e interpretadas como cartílagos escleróticos que rodearían a unos ojos grandes que les proporcionarían una visión lateral (BRIGGS *et al.* 1983; ALDRIDGE *et al.*, 1986; 1993; GABBOT *et al.*, 1995; PURNELL, 1995a).

En un espécimen, detrás de estos anillos escleróticos, se observan dos manchas oscuras, pequeñas, subcirculares y pareadas (BRIGGS *et al.*, 1983) que representarían posibles cápsulas óticas. En este mismo ejemplar también se observan trazas de posibles estructuras branquiales.

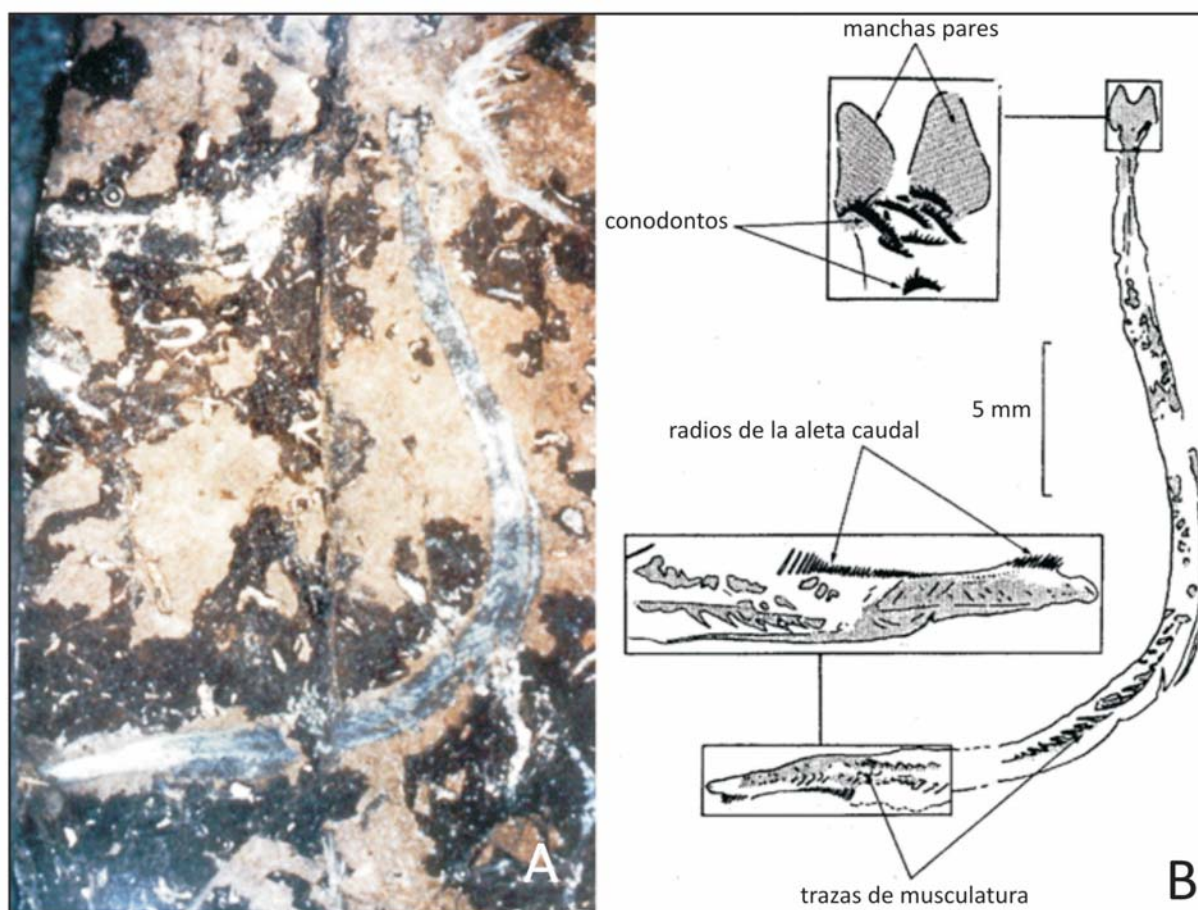


Figura 5.18.- A) Foto de *Clydagnathus? cf. cavusformis*; B) Esquema del cuerpo entero y detalle de la región cefálica y aleta caudal de un conodonto (BRIGGS *et al.* 1983).

En posición ventral e inmediatamente posterior a los ojos se encuentra el aparato conodontal, que es de tipo ozarkodínido en la mayoría de los ejemplares y a partir del cual se ha podido determinar la arquitectura de este tipo de aparato.

En cuanto al tronco, la mayoría de los especímenes preservan algún tipo de evidencia de un par de líneas axiales, que fueron interpretadas como los márgenes de una notocorda (BRIGGS *et al.*, 1983; ALDRIDGE *et al.*, 1986, 1993) también sugerido por CONWAY MORRIS, 1989). Ésta se extiende anteriormente, hasta la posición de los últimos elementos conodontales, no alcanzando el extremo anterior de la cabeza; mientras que posteriormente, alcanza el final de la cola (BRIGGS *et al.*, 1983; ALDRIDGE *et al.*, 1986).

En dos ejemplares, la parte anterior de una de las líneas axiales que delimitan la notocorda se encuentra engrosada y dividida medialmente por una traza oscura. ALDRIDGE *et al.* (1986) sugirió que podría representar el cordón nervioso dorsal, posibilidad también sugerida por CONWAY MORRIS (1989).

Todos los conodontos obtenidos en las capas Granton tienen un tronco compuesto por segmentos con forma de “V”, que se abren posteriormente representando las marcas dejadas por los miómeros (segmentos

musculares). En algunos ejemplares han quedado preservadas trazas de las fibras musculares originales dentro de los miómeros.

En dos especímenes se ha conservado la cola, en la que se observa una aleta caudal constituida por radios, la cual puede ser simétrica o estar ligeramente más expandida ventralmente.

La información obtenida de los nuevos ejemplares de conodontos en las capas Granton, llevó a ALDRIDGE *et al.* (1986) a excluir su posible afinidad con los que-tognatos y a aceptar la línea que señalaba la afinidad de estos animales con los cordados, en concreto con un grupo de agnatos (ALDRIDGE & BRIGGS, 1986; ALDRIDGE *et al.*, 1986). SANSOM *et al.* (1992) apoyaron el modelo cordado, a partir de la realización de estudios histológicos en elementos conodontales. En estas investigaciones se señalaba la presencia de un cierto número de tipos de tejidos característicos del esqueleto fosfático de los vertebrados, como son el hueso celular, el cartílago globular calcificado, dos tejidos homólogos al esmalte hipermineralizado (SANSOM *et al.*, 1992), así como diversos tipos de dentina (SANSOM *et al.*, 1994).

Además de los ejemplares de las capas Granton, de los que se han realizado diversas reconstrucciones (Fig. 5.19), se han hallado otros ejemplares con impresiones

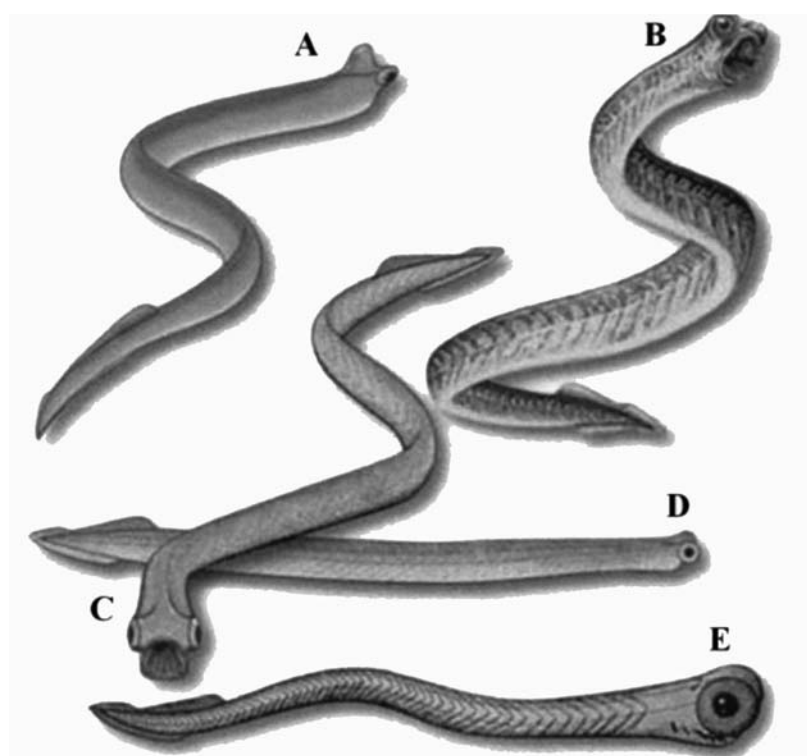


Figura 5.19.- Diversas reconstrucciones del animal conodonto. Todos de aproximadamente 4 cm de longitud. A) Según ALDRIDGE & PURNELL (1996); B) DISCOVER (1996) 17(45); C) Según PURNELL *et al.* (1995); D) Según PURNELL (1995a); E) Según ALDRIDGE *et al.* (1993). Tomada de PURNELL (1996).

mineralizadas del tejido blando en otras partes del mundo, como por ejemplo, el ejemplar del Silúrico de Wisconsin, E.E.U.U. (MIKULLIC *et al.*, 1985; SMITH *et al.*, 1987) y el ejemplar de gran tamaño del Ordovícico de Sudáfrica (GABBOTT *et al.*, 1995). En esta última localidad también se han recuperado hasta 40 aparatos conodontales, algunos de ellos con estructuras lobuladas asociadas. En el ejemplar de Sudáfrica se preserva su parte anterior, que es de gran tamaño, y presenta unos “parches” fibrosos en la misma posición en la que se localizan las improntas interpretadas como cartílagos escleróticos en los ejemplares de Escocia. Estos “parches” fueron interpretados como las impresiones dejadas por una musculatura ocular extrínseca (GABBOTT *et al.*, 1995).

Función del aparato conodontal y su relación con el modo de vida

En la actualidad, el debate gira en torno a su posible afinidad con los vertebrados dado que existen pocas dudas sobre la afinidad de los conodontos con los cordados. ALDRIDGE *et al.* (1993) propusieron esta afinidad, y estudios histológicos realizados por SANSOM *et al.* (1992, 1994), como el descubrimiento de nuevos ejemplares (MIKULLIC *et al.*, 1985, SMITH *et al.*, 1987, GABBOTT *et al.*, 1995), apoyaron esta hipótesis. En esta misma dirección señalan los trabajos de PURNELL (1995b), DONOGHUE & PURNELL (1999), GOUEMAND *et al.* (2010) y JONES *et al.* (2012) en los que investigan el posible modo de alimentación de los conodontos a través de las reconstrucciones de determinados aparatos conodontales complejos y la mecánica de movimiento de sus componentes. Este hecho es importante porque como señala PURNELL (1995b) tradicionalmente se han postulado dos hipótesis sobre el modo de alimentación de los primeros vertebrados:

- los agnatos primitivos eran organismos micrófagos, filtradores-succionadores basándose en *Amphioxus*, las lampreas en estado larvario y en los caracteres morfológicos observados en los agnatos fósiles (MALLATT, 1984; ROMER, 1970).

- la hipótesis contraria implica que muchas de las características que definen a los vertebrados, como la existencia de órganos sensoriales pareados y las adaptaciones de su esqueleto para una vida activa, no podrían haberse desarrollado si los vertebrados primitivos no hubieran sido depredadores (JOLLIE, 1982; GANS & NORTHUTT, 1983).

PURNELL (1995b) centró su trabajo en el reconocimiento de evidencias de actividad funcional en los elementos conodontales, es decir, en la búsqueda de facetas de microdesgastes similares a las observadas en mamíferos (Fig. 5.20A). Según el autor, permitirían averiguar el modo y tipo de alimentación en organismos fósiles. Estas facetas se localizan en puntos específicos de las superficies funcionales de los elementos conodontales que, por lo general, son las oclusales, que las diferencian de los desgastes producidos por procesos de alteración tafonómica como, por ejemplo, la abrasión.

Basándose en los trabajos sobre mamíferos de GORDON (1982), MAAS (1991, 1994) y TEAFORD (1988), PURNELL (1995b) indica que los microdesgastes en los dientes de los mamíferos eran de tres tipos y correspondían a: (i) un pulido fino, (ii) estriaciones o arañazos y (iii) “horadado”. Este último autor fue capaz de reconocer facetas de microdesgaste similares en los elementos conodontales e inferir la actividad funcional relacionada con éstas. En ejemplares de elementos P₁ de *Gnathodus bilineatus* observó zonas pulidas en los denticulos de la

lámina libre, donde se había perdido la microestructura original, lo que según este autor indicaría que esta parte del elemento, o no estaba en contacto con el alimento, o que este último no contenía partículas abrasivas (Fig. 7.2A-1). En la plataforma de elementos P_1 de *Idiognathodus* reconoció zonas “horadadas” (Fig. 5.20A-2) implicando que los alimentos habrían sido aplastados entre dos elementos conodontales en oposición, pero que la falta de estriaciones asociadas indicaría que el alimento no fue molido. Por último, en *Ozarkodina confluens* y en *Drepanoistodus* (Figs. 5.20A-3 y 5.20A-4), reconoció una estriación paralela relacionada con la realización de un movimiento de tipo cizalla y con la ingesta de partículas abrasivas. En este último caso, PURNELL (1995b) consideró que para no poseer mandíbulas los conodontos presentaban un control muy preciso de las piezas de su aparato alimenticio y un contacto elemento conodontal-elemento conodontal muy efectivo basándose en el grado de paralelismo de las estriaciones que, según GORDON (1988), sería indicativo de la precisión de la oclusión.

El análisis de estas facetas de microdesgaste indicaría para PURNELL (1995b), que los elementos conodontales podrían haber actuado como dientes e implicaría un modo alimenticio macrófago para los conodontos. Además, la presencia de órganos visuales pareados y su posible eficiente locomoción de tipo anguiliforme (ALDRIDGE *et al.* 1993; ALDRIDGE & BRIGGS, 1986) apoyaría la hipótesis, según PURNELL (1995b), de que los primeros vertebrados eran depredadores activos y que su origen estaría relacionado con un cambio ecológico, por el paso de una alimentación basada en la filtración o de tipo suspensívoro a una de tipo predatorio.

DONOGHUE & PURNELL (1999) analizaron pares de elementos P_1 de asociaciones naturales, en lugar de emplear elementos P_1 discretos y sueltos. Estos elementos al provenir de asociaciones naturales implicaban que de hecho formaban parte del aparato conodontal del mismo conodonto y que, por tanto, se habrían encontrado uno opuesto al otro y realizando una actividad funcional conjunta en vida (Fig. 5.20B).

En función de la arquitectura del aparato conodontal de *Idiognathodus*, el elemento sinestral se sitúa ligeramente “posterior” (caudal) respecto del elemento dextral, de forma que la lámina libre y la plataforma, del elemento sinestral se encuentra por detrás de la lámina libre del elemento dextral la primera, y la plataforma ligeramente más caudal respecto de la plataforma del elemento dextral (PURNELL, 1995b, PURNELL & DONOGHUE, 1997, 1998) (Fig. 5.21A). El punto de articulación entre ambos elementos se localizaría en la parte ventral de la plataforma, donde la lámina libre se une con la plataforma (Fig. 5.21A). En esta zona de la plataforma de *Idiognathodus* la ornamentación de crestas y surcos permite un buen encaje de los elementos y una articulación muy precisa de la plataforma de ambos elementos (Fig. 5.20B) (DONOGHUE & PURNELL, 1999).

DONOGHUE & PURNELL (1999) reconocieron dos tipos de facetas de microdesgaste en las superficies oclusivas de los elementos P_1 de *Idiognathodus*. Las crestas y nódulos de la parte ventral de la plataforma, así como los denticulos de la lámina libre, se encontraban horadadas o astilladas (Fig. 5.21B), posiblemente producido por la compresión del alimento entre dos elementos conodontales (GORDON, 1982; MAAS, 1994). En cambio, la parte “anterior” de la lámina libre del elemento sinestral como la parte “posterior” de la misma en el elemento dextral, los denticulos estaban pulidos, habiendo perdido la microestructura original. Esta faceta podría haberse producido por el contacto elemento conodontal-elemento conodontal y desgaste en ausencia de alimentos (TEAFORD, 1988) o por un alimento sin partículas abrasivas (REINSBERGER, 1978) (Figs. 5.20B, 5.21A). DONOGHUE & PURNELL (1999) al no observar araños o estriaciones en las plataformas relacionados con un movimiento en cizalla (GORDON, 1982) resaltaron que el movimiento de los pares de elementos P_1 se vería restringido a un único plano transversal.

El desarrollo y distribución facetas de microdesgaste concuerdan con la reconstrucción de la arquitectura del aparato conodontal de *Idiognathodus* y el posible tipo de oclusión propuestos por estos mismos autores en trabajos previos (PURNELL & DONOGHUE, 1997, 1998). Según DONOGHUE & PURNELL (1999) el movimiento entre pares opuestos de elementos P_1 en *Idiognathodus* se correspondería con una oclusión bilateral restringida al plano transversal producida por una cierta rotación (Fig. 5.21A). Estos autores coincidieron con WEDDIGE (1990) en que para la oclusión era necesaria una cierta rotación de un elemento respecto de otro, lo que WEDDIGE (1990) denominó un movimiento en “balancín” (Fig. 5.21B) pero, los autores anteriores discrepaban con WEDDIGE (1990) en el grado de separación entre las superficies ventrales de las plataformas, de mucho mayor recorrido para WEDDIGE (1990).

Según DONOGHUE & PURNELL (1999) el ciclo de oclusión de los elementos P_1 de *Idiognathodus* comenzaría con un golpe de potencia ventral a dorsal, con las crestas y surcos de la parte ventral de las plataformas encajando, de forma que los surcos concentrarían las partículas y las crestas las comprimirían (Figs. 5.21A-1, 5.21A-2). Las crestas y los surcos evitarían así que durante la compresión los alimentos se trasladasen dorsalmente.

En los elementos P_1 de *Idiognathodus* no se observan facetas de desgaste en la zona dorsal de la plataformas (Fig. 5.20B). Debido a que tienen una morfología convexa en vista “lateral” no toda la superficie oclusal de los elementos podía encontrarse en contacto al mismo tiempo (DONOGHUE & PURNELL, 1999) y aunque la rotación permitiese un movimiento de tipo balancín, la convexidad del elemento, así como el encaje tan justo de la ornamentación en la zona ventral de la plataforma, no permitían un gran recorrido de este movimiento por lo que la oclusión en esta zona sería parcial (Figs. 5.21A-3).

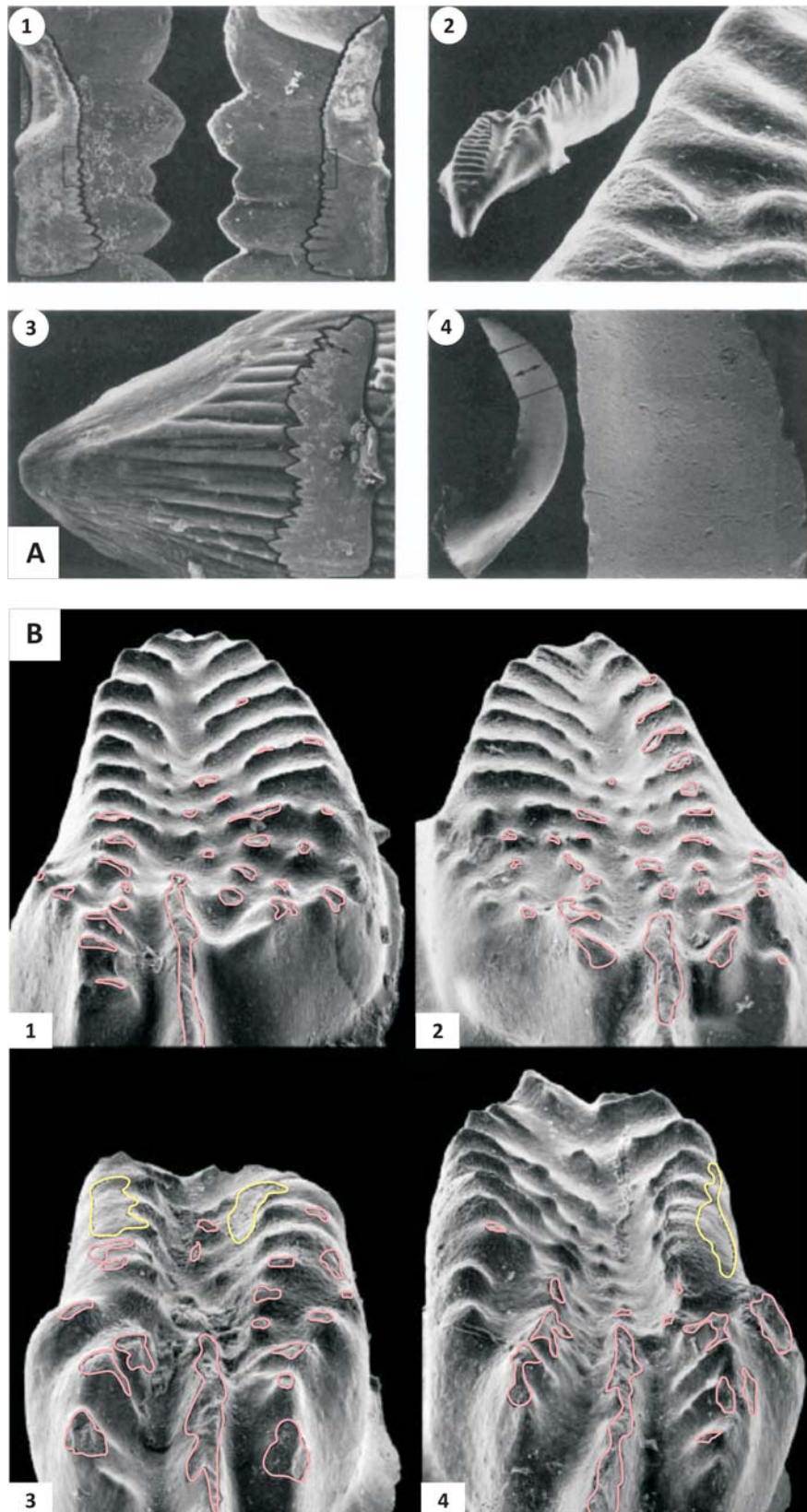


Figura 5.20.- Facetas de microdesgaste en elementos conodontales. A) Tomada de PURNELL (1995b): 1. Elemento P_1 de *Gnaothodus bilineatus* en el que la microtextura fibrosa radial original se preserva en la superficie rostral de la lámina libre (figura de la izquierda), mientras que en su superficie caudal, que es la que se encuentra en contacto con la superficie rostral de la lámina libre del otro elemento P_1 del par, se encuentra desgastada (figura de la derecha); 2. Elemento P_1 de *Idiognathodus* cuyas crestas se encuentran pulidas y aplanadas, observándose facetas de microdesgaste triangulares y con una superficie “horadada”; 3. Elemento P_1 de *Ozarkodina confluens* que presenta una faceta de microdesgaste bien definida que trunca la microtextura fibrosa original producida en la zona de contacto con el otro elemento P_1 del par; 4. Elemento de *Drepanoistodus* en el que se observan varios arañazos paralelos y transversales al elemento. B) Tomada de DONOGHUE & PURNELL (1999): facetas de microdesgaste en elementos P_1 de *Idiognathodus*; las áreas de desgaste se encuentran delimitadas con líneas rosas; otras posibles áreas de desgaste están marcadas en líneas amarillas.

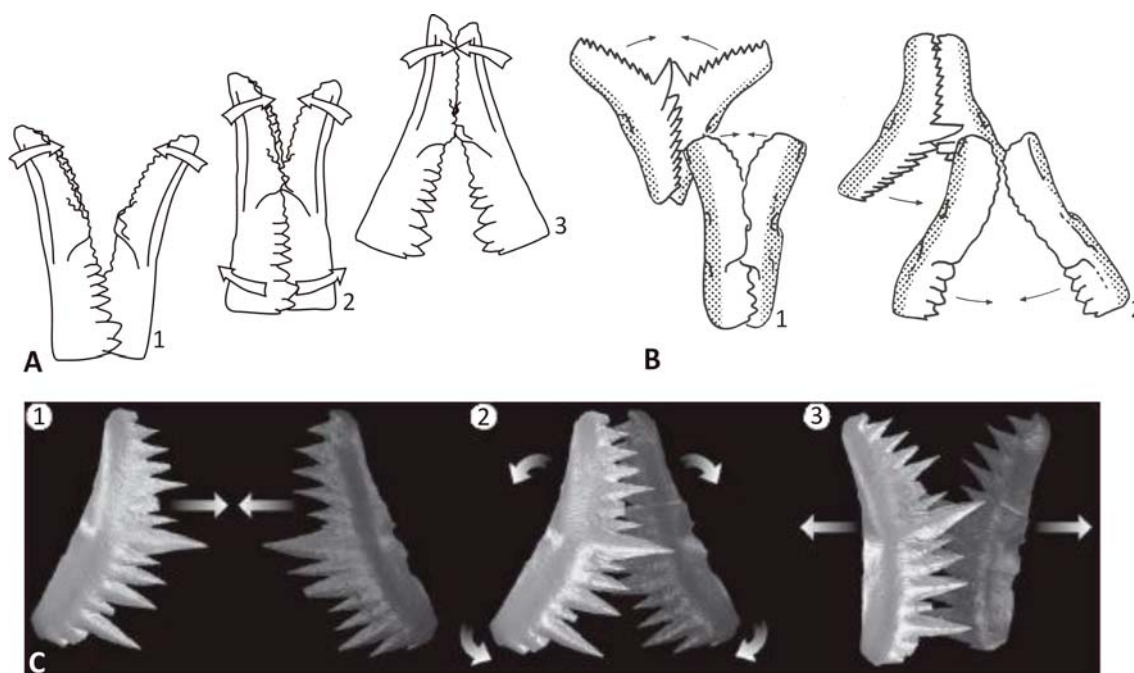


Figura 5.21.- Modelos de ciclos de oclusión entre pares de elementos conodontales de tipo P_1 y P_2 . A) Modelo de DONOGHUE & PURNELL (1999) para *Idiognathodus*: 1. Láminas libres ventrales parcialmente ocluidas; 2. Parte ventral de las plataformas ocluida con las crestas y surcos de esta zona encajando entre ellas; 3. Parte dorsal de las plataformas ocluida. B) Modelo de WEDDIGE (1990), movimiento en “balancín” de elementos P_1 y P_2 . C) Modelo de JONES *et al.* (2012) para *Wurmiella excavata*; elemento dextral en gris claro y elemento sinistral en gris oscuro. Las flechas indicarían el movimiento.

A medida que el movimiento de balanceo avanzase dorsalmente las crestas y surcos encajados en la zona ventral se soltarían y al mismo tiempo, las láminas libres se separarían (Figs. 5.21A-2, 5.21A-3). La oclusión dorsal a ventral produciría el movimiento contrario.

En función de lo anterior, DONOGHUE & PURNELL (1999) asemejaron el ciclo de oclusión de los elementos P_1 de *Idiognathodus* al de los mamíferos. De esta forma, las crestas y surcos en la plataforma de estos elementos conodontales cumplirían una función similar a las de las crestas de los molares de los mamíferos; reducir la superficie de contacto diente-alimento-diente, concentrando la fuerza aplicada en un área más reducida y, por lo tanto, incrementando la eficiencia del procesamiento del alimento y su partición en trozos más pequeños.

JONES *et al.* (2012) realizaron otro estudio sobre el tipo de movimiento oclusivo de los elementos conodontales P_1 de *Wurmiella excavata*, del Silúrico de Canadá. Para ello emplearon ocho pares de elementos P_1 , de tipo pectiniforme angulado y mediante la microtomografía de rayos X, empleando el sincrotrón, obtuvieron modelos en tres dimensiones sobre los que analizaron los microdesgastes de su ornamentación. A partir de ellos valoraron dos hipótesis de carga empleando una técnica de simulación utilizada en ingeniería denominada Análisis de Elementos Finitos (“Finite-Element Analysis”). Observaron que la cúspide y los denticulos presentan una ornamentación en estrías radiales que, en la superficie oclusal de éstos, se encontraba desgastada y pulida desde sus ápices, disminuyendo y desapareciendo hacia la zona media de la cúspide y denticulos. Este tipo de desgaste,

como señalan los autores es típico del contacto elemento conodontal-elemento conodontal. Además, el ligero desgaste en las superficies no oclusales indicaría para JONES *et al.* (2012) que se habrían separado en algún momento del ciclo oclusal, permitiendo que las partículas de comida se movieran entre los elementos. La presencia de microdesgastes en las denticulos de ambos procesos (tanto “anterior”/ventral como “posterior”/dorsal) implicaría un cierto componente rotacional en el movimiento. Los márgenes dorsales de la cúspide y denticulos más afilados indicarían que la dirección de rotación del primer golpe de potencia (“power stroke”) sería de tipo dorsal y los análisis de Elementos Finitos confirmaron que la morfología de la cúspide soportaría mejor el estrés de este contacto si se dirige dorsalmente. Los autores sugieren que los elementos ocluirían inicialmente con el eje longitudinal del proceso dorsal de forma vertical y paralela (Fig. 5.21C-1), seguido de una rotación que separaría los procesos dorsales y los desplazaría hacia arriba y hacia afuera, lo que pondría en contacto los procesos ventrales y sus denticulos (Fig. 7.3C-2). El ciclo oclusal finalizaría con la separación del par de elementos conodontales (Fig. 5.21C-3). JONES *et al.* (2012) proponen que el golpe de potencia del ciclo oclusivo en *W. excavata* sería dorsal a ventral, al contrario del que DONOGHUE & PURNELL (1999) determinaron para los elementos P_1 de tipo pectiniforme carminiescafo de *Idiognathodus*, que sería ventral a dorsal.

El movimiento de los elementos S sería más complejo. GOUEMAND *et al.* (2010) reconstruyeron el aparato conodontal de *Novispathodus* (conodonto del Triásico perteneciente al orden Ozarkodinida) e interpre-

taron el posible movimiento de sus distintos elementos. Emplearon la microtomografía de rayos X para el análisis geométrico del cluster de elementos S, realizándola con ayuda del sincrotrón para obtener la mayor resolución posible (Fig. 5.22A). Analizaron los márgenes basales de los elementos S, su orientación y posición, y las posibles interacciones entre ellos, y observaron que la morfología del margen basal y la posición del elemento S_2 estaban estrechamente relacionadas con las de los elementos $S_{3/4}$. El movimiento del complejo S_{2-4} , habría implicado un movimiento pivotante de apertura/cierre sobre un eje paralelo al proceso “posterior” de los elementos $S_{3/4}$. Para que el “efecto de atrape” de los elementos S fuera eficiente, los ápices de las cúspides deberían dirigirse subrostralmente, hacia la presa, cuando el aparato se encontrara en posición “abierta” (en protracción). Todo esto también indicaría, según GOUDEMAND *et al.* (2010) que el movimiento de rotación del elemento S_2 estaría compuesto por dos movimientos pivotantes alrededor de dos ejes prácticamente perpendiculares, lo que sería compatible con la forma de ángulo recto de sus procesos. La curvatura de la cúspide y denticulos del elemento S_0 , sugiere que su movimiento habría implicado tanto una rotación desde un punto situado hacia la parte “posterior” del proceso “posterior” como una traslación “antero-posterior” del elemento con trayectoria arqueada. El elemento S_1 podría haberse movido mediante una traslación “antero-posterior” también de tipo arqueado junto con un movimiento pivotante de apertura/cierre alrededor de su eje principal. Como su perfil encaja con el del elemento S_0 , se interpretó que probablemente crecieron y funcionaron conjuntamente. Si todos los elementos se reconstruyen según estas posiciones, similares a las del cluster más completo estudiado por estos autores, presentarían entonces una disposición muy compacta, con los ápices de los denticulos próximos al plano medio del aparato (representado por el eje definido por la longitud del elemento S_0) y sus márgenes “basales” subparalelos en vista “lateral”. Ésta disposición equivaldría al cierre máximo del conjunto de elementos S, que dentro del aparato conodontal tendrían la función de atrapar a la presa, y que se diferenciaría de la posición de “descanso” en la que se encontrarían las reconstrucciones de aparatos conodontales de PURNELL & DONOGHUE (1997, 1998).

Para que estos movimientos fueran posibles, GOUDEMAND *et al.* (2010) propusieron que *Novispathodus* presentaría un sistema tipo polea con músculos retractores y protractores. Estos músculos habrían rotado los elementos sobre un elemento cilíndrico o probablemente con forma de “U” que los soportase, localizado en la parte media y ventral del aparato, y que, aunque desconocida, su composición podría ser cartilaginosa. Según su “hipótesis de la polea” para el movimiento de los elementos S solo serían necesarios tres pares de músculos antagonísticos, insertados respectivamente, en los elementos S_{0-1} , S_2 y $S_{3/4}$, para controlar el movimiento de estos elementos (Fig. 5.22A). Esta hipótesis también serviría para explicar el movimiento de los elementos M dis-

puestos de manera tal, que apuntan hacia la parte “anterior” e “interna”. El movimiento del elemento S_0 habría implicado una traslación rostro-ventral, seguida de una rotación, sugerida por su margen “basal” arqueado, el cual se deslizaría sobre el cartílago ventral cuando estuviera en activo y el movimiento contrario al cerrarse el aparato. Según los autores, la rotación inicial del S_0 sería compatible con el cierre de los elementos M, y consideraron que este movimiento convergente de ambos elementos, con forma de “Y” en vista “oral”, sería un mecanismo muy efectivo a la hora de atrapar y tirar de la presa. Por tanto, el consiguiente movimiento dorso-caudal de retracción de los elementos S_0 y S_1 habría desgarrado los tejidos de la presa y los habría acercado a los elementos P. El cierre del resto de elementos habría seguido canalizando el alimento hacia la faringe.

GOUDEMAND *et al.* (2010) señalan que la arquitectura de los aparatos de *Idiognathodus* reconstruidos por PURNELL & DONOGHUE (1997, 1998) implicaría que sus componentes tendrían un movimiento muy similar a los de los elementos de *Novispathodus* (Fig. 5.22B). Fundamentalmente, estos autores consideran que el funcionamiento del aparato conodontal de *Novispathodus* sería similar al de las láminas linguales de las lampreas, y lo comparan especialmente con el de *Geotria australis*. En situación de protracción, el par de láminas longitudinales pueden abrirse y cerrarse independientemente y así agarrar a la presa (Fig. 5.22C). Durante la retracción, la lámina lingual transversa y el diente supraoral se encajan cortando los tejidos, mientras que las láminas longitudinales acercan el alimento hacia la faringe (HILLIARD *et al.*, 1985). Además, la estructura cartilaginosa en posición ventral, que estaría involucrada en el movimiento de los elementos conodontales, podría ser homóloga al *cartilago apicalis* de las lampreas. Por otra parte, no consideran que los elementos S estuvieran dispuestos sobre placas dentales (al contrario que PURNELL & DONOGHUE, 1997), ya que la disposición y movimiento de los elementos S_2 restringirían la localización de este cartílago ventral y el espacio resultante contradice la presencia de estas placas. Sugieren que si estas placas dentales llegaran a estar presentes se localizarían en los procesos “posteriores” de los elementos $S_{3/4}$, siendo análogas al *cartilago apicalis lateralis* de las lampreas, y que unos músculos presentes entre los lóbulos apicales y el *apicalis* serían los responsables de los movimientos de apertura y cierre de estos elementos (análogos a las láminas longitudinales linguales) en la protracción.

La controversia actual: su posible afinidad con los vertebrados

Posterior a la publicación de gran parte de los trabajos antes mencionados, la controversia sobre la posible afinidad de los conodontos con los vertebrados continúa. PRIDMORE *et al.* (1997), TURNER *et al.* (2010) y BLIECK *et al.* (2010), concluyen que con la información actual los conodontos no se encontrarían dentro de los

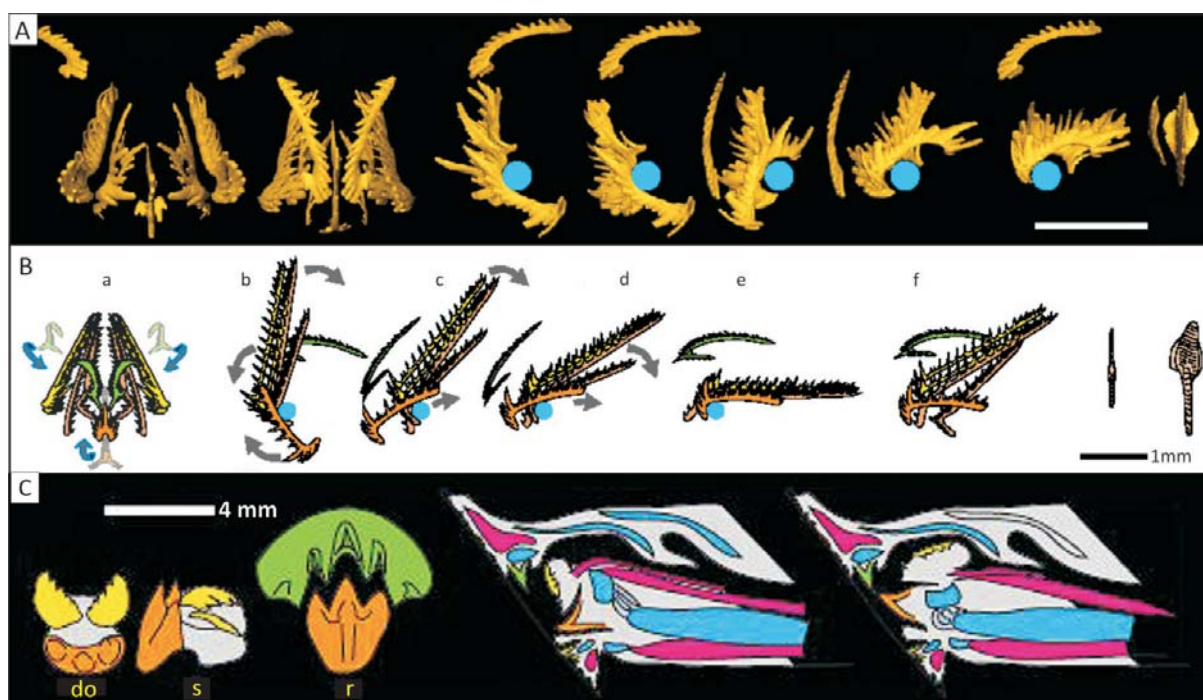


Figura 5.22. Posiciones relativas y movimientos propuestos por GOUDEMAND *et al.* (2010) para (A) *Novispathodus* y (B) *Idiognathodus* (basado este último en la reconstrucciones de PURNELL & DONOGHUE, 1997, 1998). Según GOUDEMAND *et al.* (2010): (i) codificación de los colores: elementos P en beige, elemento S_0 en naranja; elementos S_{1-2} en marrón; elementos $S_{3/4}$ en amarillo y elementos M en verde; círculos azules, cartilago hipotético; (ii) figuras A(a y c) y B(a y b), vistas rostral y sinistral de los elementos del aparato en protracción (abierto); figuras A(c y d), los elementos S_3 y S_4 de *Novispathodus* podrían haberse cerrado independientemente en la posición de protracción y realizar el movimiento de agarre antes de que los elementos S_0 y M cortaran los tejidos de la presa, (iii) figuras A(b y e) y B(a y c) posición de agarre o atrape; (iv) figuras Af y Bd, posición intermedia; figuras Ag y Be, aparato en posición de retracción; (v) figura Bf reconstrucción original de *Idiognathodus* en la posición de “descanso” (comparar con Bd) redibujado por GOUDEMAND *et al.* (2010) de PURNELL & DONOGHUE (1997); (vi) en las figuras A y B sólo se encuentra representada la mitad dextral del aparato en vista “lateral”, y los elementos P sólo se encuentran representados en las figuras Ag y Bf. (C) Lamprea *Geotria australis*; izquierda: diente supraoral (verde) y láminas linguales (naranja: lámina transversa, amarillo: lámina longitudinal); derecha: secciones sagitales de la cabeza de la lamprea en posición de protracción (medio) y retracción (extremo derecho); en rojo: músculos, celeste: cartílagos; redibujado por GOUDEMAND *et al.* (2010) de HILLIARD *et al.* (1985).

Craniata. PRIDMORE *et al.* (1997) presentan diferentes argumentos para no considerar a los conodontos como vertebrados relacionados con (a) los tejidos mineralizados y con la anatomía de los tejidos blandos: (b) la musculatura del tronco, (c) las estructuras pareadas en la cabeza y, (d) la falta de preservación de otros cartílagos de la cabeza.

(a) Tejidos mineralizados

SANSOM *et al.* (1992) consideraron que el tejido lamelar (hialino) de los elementos conodontales sería homólogo al esmalte, la materia blanca o tejido álbido, al hueso, y el cuerpo basal al cartilago calcificado y SANSOM *et al.* (1994) compararon tejidos de los cuerpos basales con dos tipos de dentina. Como señalan PRIDMORE *et al.* (1997) y, posteriormente, TURNER *et al.* (2010) y BLIECK *et al.* (2010), el análisis de las cúspides de elementos conodontales [realizado por KEMP & NICOLL (1996)], resaltaba que el material hialino presentaba una reacción histoquímica al colágeno el cual no se encuentra en el esmalte de los vertebrados y, por el contrario, la materia blanca no reaccionaba para el colágeno, que es un elemento

constitutivo del hueso en los vertebrados. DONOGHUE (1998) expone diversos argumentos en contra de los estudios de KEMP & NICOLL (1993, 1995a, b, 1996). Señala que cualquier intento de repetir los resultados obtenidos mediante los análisis hechos por estos autores en distintos estudios han sido infructuosos tanto en material moderno como en fósiles de vertebrados. Además, el autor indica que aunque tejidos como el colágeno pueden preservarse morfológicamente con gran detalle, su preservación bioquímica es improbable como demostró TOWE (1980). Como menciona DONOGHUE (1998), BADA (1991) también sugirió que la estabilidad química del colágeno es muy baja, por lo que puede preservarse intacto apenas unos millones de años. En un trabajo posterior de KEMP (2002a) en el que realiza nuevamente los estudios histoquímicos con Rojo Pricosirio y de aminoácidos sobre conodontos, menciona que el protocolo debe seguirse estrictamente para que se puedan obtener resultados. Nuevamente, el tejido hialino se tiñe para Rojo Pricosirio pero el tejido álbido no, indicando la posible presencia de colágeno en el primer tejido (que no se encuentra en el esmalte) y no el segundo (que sí se encuentra en hueso, dentina, esmaltoide y cartilago).

DONOGHUE (1998) estudió los diferentes tejidos mineralizados duros que componen tanto la corona y el cuerpo basal, analizando sus microestructuras. Basándose en este análisis detallado, apoyó la hipótesis defendida por diversos autores (DZIK, 1986; BURNETT & HALL, 1992; SANSOM *et al.*, 1992) de que el tejido lamelar hialino que constituye gran parte de la corona es homólogo al esmalte de los dientes de los vertebrados. Respecto a la materia blanca, el autor consideró que por la estructura interna de este tejido podría ser un tejido tipo dentina, tal vez similar a la estructura desorganizada de la mesodentina. Como indica DONOGHUE (1998), la mesodentina es, según ØRVIG (1967), la dentina más primitiva dentro del linaje evolutivo de las mismas en los dientes de los vertebrados primitivos. DONOGHUE (1998) rechaza la propuesta de SANSOM *et al.* (1992, 1994), SANSOM (1996) y SMITH *et al.* (1996) por la que la materia blanca sea homóloga al hueso. En cuanto al cuerpo basal, el autor coincide con DZIK (1986), SANSOM *et al.* (1994) y SANSOM (1996) en que su tejido podría ser homólogo a la dentina, basándose no sólo en su estructura sino también en el descubrimiento por parte de SANSOM *et al.* (1994) de mesodentina en el taxón *Neocoleodus*. Los cuerpos basales de los elementos conodontales pueden presentar diversas estructuras. La estructura esferoidal o botroidal, interpretada como cartílago globular calcificado por SANSOM *et al.* (1992), fue considerada por DONOGHUE (1998) similar a la dentina con forma de calcoesferitas. Puede presentar también, una estructura lamelar sin túbulos similar a la dentina lamela atubular. Estas dos estructuras, como señala DONOGHUE (1998) pueden desarrollarse al mismo tiempo en una misma dentina, como se observa en algunos conodontos.

(b) *Anatomía de los tejidos blandos: Musculatura del tronco*

PRIDMORE *et al.* (1997) indicaron que la forma en “V” de los miómeros no se da en el estado adulto de vertebrados vivos. Aunque admitieron que esta forma también puede deberse a dislocaciones postmortem debidas a la descomposición, consideraron que la parte dorsal de los miómeros estaría completa y que sin descomposición sólo podrían tener forma de “M”. A este respecto DONOGHUE *et al.* (1998) comentan que miómeros con forma de “V” se encuentran presentes en *Gilpichthys* y *Pipiscus* (BARDACK & RICHARDSON, 1977), unos posibles mixinoideo y lamprea, respectivamente (JANVIER 1981, 1996). Otra alternativa que DONOGHUE *et al.* (1998) propusieron para la morfología en “V”, sería que la parte preservada de los miómeros fuera la inflexión axial de la “W”, con el miembro ventral no preservado y con el dorsal, más corto, tampoco preservado o encubierto en las vistas laterales del tronco de los ejemplares recuperados hasta el momento. Conside-

raron que se habría producido dislocación postmortem y desplazamiento de los miómeros respecto de la notocorda, ya que en los ejemplares estudiados éstos no se encuentran alineados. Como indican los autores, el que los ápices de los miómeros con forma de “V” estén alineados con la notocorda o con la columna vertebral es un requisito funcional fundamental del sistema locomotor axial de los cordados. DONOGHUE *et al.* (1998) concluyen que con la información actual no se puede conocer la disposición original de los miómeros.

(c) *Anatomía de los tejidos blandos: Estructuras pareadas en la cabeza*

Otro rasgo del conodonto cuya interpretación genera controversia, es la impresión de las dos estructuras lobuladas dispuestas simétricamente al eje axial del tronco e interpretadas por diversos autores (BRIGGS *et al.* 1983, ALDRIDGE *et al.* 1993, entre otros) como cápsulas escleróticas oculares. Para PRIDMORE *et al.* (1997) estas impresiones también podrían corresponderse con cápsulas óticas, ya que en las lampreas, los ojos son de un tamaño similar al de las cápsulas óticas mientras que en mixinoideos tienen un menor tamaño. Señalan, además, que en la lamprea y mixinoideo fósiles, *Mayomyzon* y *Myxinikela* respectivamente, estas estructuras lobuladas e identificadas como cápsulas óticas por BARDACK & ZANGERL (1968), presentan unas dimensiones similares a las dadas por PURNELL (1995a) para las estructuras lobuladas pareadas de los conodontos. Según DONOGHUE *et al.* (1998), los ojos de la lamprea *Lampetra fluviatilis* son más grandes que las cápsulas óticas, y que sucede lo mismo con los ojos de *Eptatretus* con respecto a *Myxine*, por lo que el tamaño relativo no es necesariamente un factor fiable a la hora de diferenciar los ojos de las cápsulas óticas en los agnatos vivos. Según la morfología que presentan las impresiones mineralizadas en las distintas orientaciones registradas en los conodontos recuperados, PRIDMORE *et al.* (1997) consideran que su morfología original debería ser de tipo ovoide, configuración que no consideran inconsistente con las de las cápsulas óticas en los ciclostomados. Sin embargo, para DONOGHUE *et al.* (1998), observando la morfología de estas impresiones en diferentes ejemplares de conodontos con distintas orientaciones de colapso, consideran que es más bien subromboidal o trapezoidal, indicativa para ellos de que su forma en tres dimensiones original no era de tipo ovoide.

Según PRIDMORE *et al.* (1997), el que las impresiones lobulares pareadas se ubiquen al final de la notocorda en la región anterior o “cefálica” del conodonto concuerda más con la posición relativa de las cápsulas óticas en lampreas y mixinoideos. Esto implicaría, según DONOGHUE *et al.* (1998) que las

proporciones de la cabeza de los agnatos no habrían variado en 500 millones de años desde que se desarrollaran en el ancestro común de los conodontos, lampreas y mixinoideos, que las cápsulas óticas se localizarían en la parte más anterior del cuerpo, lo que no se produce en los cordados, o que la parte más anterior de la cabeza de los conodontos no se habría preservado. Según estos últimos autores, la explicación más simple sigue siendo su interpretación como ojos, que ocuparían una posición similar a la de los arandápidos (GAGNIER, 1993).

Otro aspecto que destacan PRIDMORE *et al.* (1997) es que las cápsulas óticas en ciclostomados y sus formas fósiles presentan un mayor grado de preservación que los ojos, hecho que DONOGHUE *et al.* (1998) refutan al indicar que existen numerosos ejemplos en fósiles del Paleozoico en los que las cápsulas óticas apenas se encuentran preservadas respecto a los ojos.

La musculatura fibrosa observada en algunas de las estructuras lobuladas pareadas que se encuentran asociadas a los aparatos conodontales del conodonto *Promissum* del Ordovícico de Sudáfrica, fue interpretada como musculatura ocular extrínseca por GABBOTT *et al.* (1995). En cambio, PRIDMORE *et al.*, (1997) consideran que es otro tipo de musculatura que recubría o se encontraba por debajo de las estructuras lobuladas, ya que señalan que en los agnatos vivos la musculatura recubre, pero no se ancla, a las cápsulas ópticas. Para DONOGHUE *et al.* (1998) la relación tan estrecha entre las estructuras lobuladas y la musculatura observada por GABBOTT *et al.* (1995) indica una clara relación anatómica entre estas dos estructuras.

DONOGHUE *et al.* (1998) observan que en un ejemplar de las capas Granton, se reconocen otras impresiones circulares pareadas detrás de las consideradas cápsulas ópticas, interpretadas por ALDRIDGE *et al.* (1993) como capsulas óticas. PRIDMORE *et al.* (1997) no tuvieron en consideración estas impresiones ya que no están presentes en el contramolde y no se reconocen en otros ejemplares. DONOGHUE *et al.* (1998) señalan que la frecuencia de la preservación es irrelevante y que no hay que descartar una información que está presente, por el mero hecho que no se haya preservado en más ejemplares. Evidencias de estructuras branquiales pueden hallarse en el ejemplar anterior en el que se observan hasta cuatro estructuras lineales posteriores a las impresiones circulares pareadas. La disposición del conjunto de las diversas estructuras preservadas en la "cabeza" (entendida como la parte anterior del organismo) de este espécimen (IGSE 13822) es muy similar a la disposición de las diferentes estructuras de la cabeza de la lamprea fósil *Mayomyzon*, según DONOGHUE *et al.* (1998).

(d) Anatomía de los tejidos blandos: Cartílagos no preservados

El argumento en contra de las afinidades de los conodontos con los vertebrados que emplea PRIDMORE *et al.* (1997) se basa también en que es complicado interpretar que las estructuras lobuladas estarían compuestas por cartílago si no hay evidencias en ningún ejemplar de otras impresiones carbonosas que fuesen interpretadas como otros cartílagos de la cabeza. Estos autores señalan que dos de los cuatro ciclostomados fósiles conocidos presentan otras impresiones oscuras que fueron interpretadas por BARDACK & ZANGERL (1968) y BARDACK (1991) como los restos de cartílagos craneales y de otros órganos internos. Al respecto, DONOGHUE *et al.* (1998) argumentan que la preservación de los cartílagos del cráneo es rara y selectiva y que en aquellos agnatos fósiles en los que se preserva, no se conservan todas las estructuras que sí se observan en los agnatos vivos. DONOGHUE *et al.* (1998) plantean que esta preservación diferencial podría deberse a la distinta composición de los tipos de cartílagos descritos en estudios de agnatos vivos por WRIGHT *et al.* (1984). PURNELL (1995b) proporcionó evidencias de una cierta movilidad de los elementos del aparato conodontal indicada previamente por otros autores, al observar microestructuras de desgaste en la superficie de elementos conodontales. Esta movilidad sería indicativa para DONOGHUE *et al.* (1998) de la presencia de músculos y de una cierta estructura esquelética que permitiría el movimiento.

PRIDMORE *et al.* (1997) consideran que, teniendo en cuenta todos sus argumentos anteriores, la posición que deberían ocupar los conodontos dentro de los cordados sería en una posición basal, entre los cefalocordados y los myxinoideos [Fig. 5.23A posición (c)]. Para DONOGHUE *et al.* (1998), utilizando la base de datos presentada en PRIDMORE *et al.* (1997) (incluyendo alguna corrección a la codificación de un carácter y añadiendo otros más), y tomando también como grupo externo a *Branchiostoma*, los cladogramas más parsimoniosos resultantes situaban a los conodontos como el grupo hermano del clado constituido por lampreas (petromyzontidos) y gnatostomados [Fig. 5.23A posición (e)].

TURNER *et al.* (2010) y, posteriormente BLIECK *et al.* (2010), basándose en el estudio de los primeros proponen, al igual que PRIDMORE *et al.* (1997), que los conodontos deberían localizarse entre los cordados primitivos, aunque también dudan de esta posible afinidad. Consideran que existen tres problemas fundamentales en el enfoque a la hora de analizar las afinidades de los conodontos en algunos de los trabajos realizados hasta la fecha. Estos problemas están relacionados con (a) la interpretación de las impresiones mineralizadas de los ejemplares de Escocia y de Sudáfrica, y por lo tanto con los tejidos blandos del animal conodonto; (b) con el concepto de Grupo Total aplicado a la filogenia

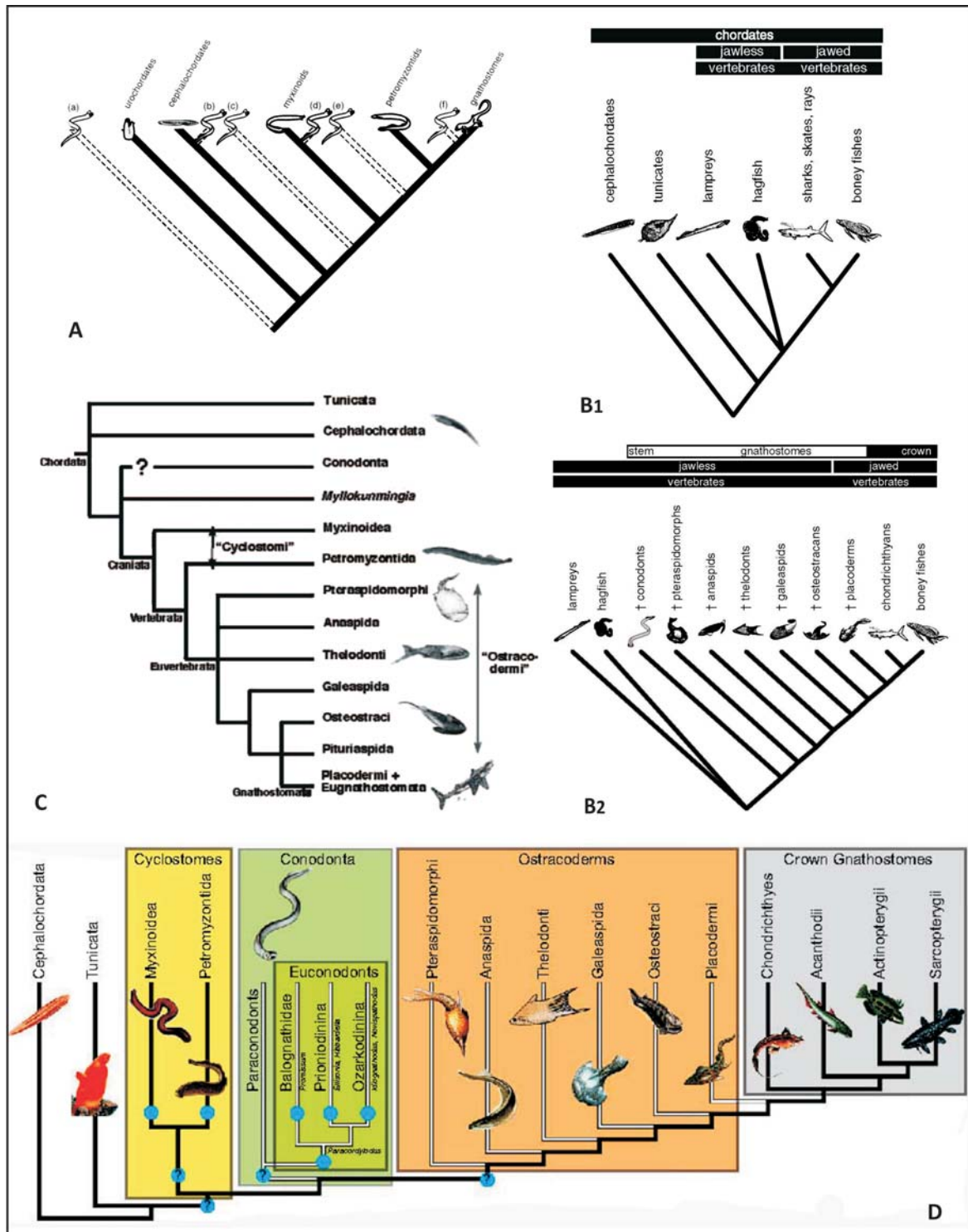


Figura 5.23.- A.- Relaciones filogenéticas hipotéticas entre los cordados existentes con diversas posiciones propuestas para los conodontos: (a) DZIK (1995), (b) KEMP & NICOLL (1996), (c) PETERSON (1994), (d) ALDRIDGE *et al.* (1986), (e) ALDRIDGE *et al.* (1993) y (f) GABBOTT *et al.* (1995). Siguiendo el concepto de ALDRIDGE & PURNELL (1996), en la posición (c) también podría incluirse a PRIDMORE *et al.* (1997), TURNER *et al.* (2010), BLIECK *et al.* (2010), en la (e) a DONOGHUE *et al.* (1998) y en la (f) a DONOGHUE & PURNELL (2005, 2009) y GOUDEMAND *et al.* (2011). Según ALDRIDGE & PURNELL (1996) las posiciones (a), (b) y (c) requieren que varios de los caracteres de los conodontos, incluyendo los ojos con musculatura ocular extrínseca, las aletas soportadas con radios y los tejidos duros fosfáticos (comparables con el esmalte, hueso, dentina y cartilago globular calcificado) se desarrollasen independientemente en los conodontos y en los vertebrados. La posición (d) requiere el desarrollo independiente de estos caracteres en los conodontos o la pérdida secundaria en los myxinoideos. La posición (e) requiere la pérdida de los caracteres de tejido duro en los petromyxinoideos (Tomado de ALDRIDGE & PURNELL, 1996). **B1.-** Propuesta de relaciones entre los principales grupos de cordados vivos y vertebrados según DONOGHUE & PURNELL (2009), basado fundamentalmente según los autores en DELSUC *et al.* (2006). **B2.-** Propuesta de DONOGHUE & PURNELL (2009) de la relación de los conodontos con otros vertebrados sin mandíbula extintos y con vertebrados con mandíbula. **C.-** Posición ocupada por los conodontos dentro de los cordados según el análisis cladístico de TURNER *et al.* (2010); figura tomada de BLIECK *et al.* (2010). **D.-** Hipótesis de las relaciones entre cordados y posición de los conodontos dentro de éstos según GOUDEMAND *et al.* (2011).

de los vertebrados primitivos (como hacen DONOGHUE *et al.*, 2000 y DONOGHUE & ALDRIDGE, 2001); y (c) con la elección de los grupos externos hecha por DONOGHUE *et al.* (2000) para el análisis cladístico.

(a) *Interpretación de los tejidos blandos y de los tejidos mineralizados*

Respecto al primer punto, los estudios anatómicos e histológicos sobre conodontos realizados hasta la fecha, TURNER *et al.* (2010) y BLIECK *et al.* (2010) exponen que:

- el grado de cefalización en los conodontos es bajo, estando posiblemente al nivel de los cefalocordados vivos y no al de los craniados, en el que es mucho mayor.
- los conodontos carecen de elementos paraxiales segmentados, una característica de los vertebrados.
- los miómeros son simples con forma de “V” en lugar de con forma de “W” de los craniados [aunque se dan excepciones como en las larvas de los teleosteos (PRIDMORE *et al.* 1997) o anuros, o en estados embrionarios y juveniles de mixinoideos (DONOGHUE *et al.* 1998)].
- los conodontos carecen de elementos dermales en las aletas medias, mientras que en los vertebrados, éstas presentan radios dérmicos articulados en la base con elementos cartilaginosos que los soportan.
- según BLIECK *et al.* (2010) carecen de canasta o cesta branquial, una característica basal de los cordados. Basándose en el trabajo de SANSOM *et al.* (2010), estos autores señalan que la cesta branquial es una estructura muy resistente a la descomposición y que si los conodontos la hubieran poseído, se habría preservado en los ejemplares conocidos.
- carecen de esqueleto dérmico, incluyendo placas óseas, mientras que los vertebrados poseen odontodios con hueso dentario que los fija y una cavidad pulpar. Además, la morfogénesis de los elementos conodontales y las de los odontodos de los vertebrados es distinta, por acreción centrífuga de láminas de apatito y por adición de odontodos, respectivamente. Éstos no crecen, se van sumando nuevos odontodos por la formación de un nuevo órgano papilar resultante de la interacción del ectodermo y del tejido mesenquimático. Respecto a este punto, DONOGHUE (1998), se basó en la propuesta de SMITH *et al.* (1996) de homologar odontodos y elementos conodontales. Propuso que los elementos conodontales de taxones como *Promissum pulchrum* se comportarían como odontodos, estando un elemento ramiforme formado, por ejemplo, por decenas de odontodos individuales, mientras que los elementos de taxones más evolucionados y con una morfología más compleja, estarían formados por odontodos histogénicamente distintos pero la falta de una estructura individual distintiva les llevaría a conformar un elemento que sería homólogo a los odontocomplejos *sensu* ØRVIG (1977). Es decir, cada denticulo o grupo

de denticulos en un elemento ramiforme sería un odontodo histogénicamente distinto pero se encontrarían juntos formando una única unidad, por ejemplo un elemento S. TUNER *et al.* (2010) consideran que la hipótesis propuesta por DONOGHUE (1998) sobre la morfogénesis de los conodontos no se adapta a la Teoría de la Regulación de los Odontodos propuesta por REIF (2002) y por tanto su morfogénesis es distinta de la de los odontodos. REIF (2006) tampoco considera válida la hipótesis de DONOGHUE (1998).

- la microestructura de los elementos conodontales observada en análisis de Microscopio Electrónico de Transmisión (MET) y de Barrido (MEB) (KEMP, 2002b; TROTTER & EGGINS; 2006, TROTTER *et al.*, 2007) es muy distinta de la de los vertebrados en tamaño de los cristales y disposición. La materia blanca de los elementos conodontales está formada por cristales de mayor tamaño que los pequeños y finos cristales del hueso, dentina y esmalte de los vertebrados.

- consideran que no es posible la homologación de los tejidos duros del elemento conodontal (i.e. material hialino, materia blanca y material del cuerpo basal) con los de los dientes de los vertebrados (esmalte, dentina, y hueso), por las mismas razones que exponen PRIDMORE *et al.* (1997).

- BLIECK *et al.* (2010) no aceptan la interpretación de las improntas carbonosas pares en la región anterior de los conodontos como ojos homólogos a los de los vertebrados, e incluso argumentan, que no tenían ojos, ya que para esto es necesario tener un “cerebro”, un rasgo que aún no ha podido ser demostrado en los conodontos. En los especímenes de conodontos recuperados no se observa un ensanchamiento del cordón nervioso en la parte anterior que pueda corresponderse con la posible presencia del encéfalo.

(b) *Concepto de Grupo Total*

En su estudio sobre la posición de los conodontos dentro de los cordados, DONOGHUE *et al.* (2000) emplean el Concepto de Grupo Total (CGT) el cual sería la suma del Grupo Corona (*Crown Group*) y Grupo Troncal (*Stem Group*). El grupo Corona es el grupo monofilético más pequeño en contener al último ancestro común de todos los miembros vivos del grupo y todos los descendientes del ancestro común, mientras que el Grupo Troncal contiene a todos los organismos más estrechamente relacionados con el Grupo Corona que con cualquier otro grupo de organismos vivos.

De esta forma, mediante el análisis cladístico de 103 caracteres, los resultados más parsimoniosos de DONOGHUE & PURNELL (2009) resuelven la posición de los conodontos dentro de los vertebrados pero dentro del grupo que ellos denominan “Grupo Troncal Gnatostomados” (Fig. 5.23B2), el cual incluye a los ostracodermos. Definen también, el “Grupo Total Gnatostomados” que es la suma de, como lo definen TURNER *et al.* (2010) “vertebrados recientes con man-

díbulas + vertebrados basales con mandíbulas + agnatos basales + conodontos”. Para TURNER *et al.* (2010) y BLIECK *et al.* (2010), la aplicación del Concepto del Grupo Total de JEFFRIES (1979) en cordados basales, así como la denominación de los distintos grupos, son los aspectos más criticables en los trabajos de DONOGHUE *et al.* (2000) y DONOGHUE & ALDRIDGE (2001). Estos autores argumentan que según la definición de DONOGHUE *et al.* (2000) el “Grupo Total Gnatostomados”, es decir, el “Grupo Total de los vertebrados con mandíbula” incluye formas sin mandíbula (agnatos fósiles –ostracodermos- y conodontos) convirtiéndose en el “grupo de gnatostomados sin mandíbulas” (Figs. 5.23B1 y B2), lo que para TURNER *et al.* (2010) y BLIECK *et al.* (2010) lleva a confusiones y errores biológicos. Estos autores, por lo tanto, no están de acuerdo en nombrar al Grupo Total de igual forma que al Grupo Corona, proponiendo a su vez, que el Grupo Total se denomine Grupo Total Euvertebrata, siendo Euvertebrata un nuevo término que se acuña para el grupo que se caracteriza por la sinapomorfia “presencia de tejidos mineralizados del esqueleto”) (Fig. 5.23C).

(c) Selección de grupos externos para el análisis cladístico

Por último, otro de los problemas que TURNER *et al.* (2010) y BLIECK *et al.* (2010) observan en el trabajo de DONOGHUE *et al.* (2000) es el de la elección de los tunicados (urocordados) y cefalocordados como grupos externos para su análisis cladístico. Al ser ambos cordados, se restringe el análisis de las relaciones filogenéticas de los conodontos debido a que su relación con los cordados queda establecida *a priori*. Según los primeros autores, para conocer las verdaderas relaciones filogenéticas de los conodontos, los análisis cladísticos también deberían incluir no cordados, como hemicordados, graptolitos, equinodermos, quetognatos y priapulidos entre otros, aunque reconocen que la mayor dificultad estaría en la definición y codificación de los caracteres con los que realizar el análisis cladístico.

Consecuentemente, TURNER *et al.* (2010) realizaron un análisis cladístico basándose en el trabajo de DONOGHUE *et al.* (2000) pero modificando ciertos aspectos. Se redujo el número de caracteres a comparar de 103 a 68 al eliminar aquellos caracteres basados en información fisiológica o sobre partes blandas que era desconocida en los taxones fósiles e incluyeron algunos caracteres observados por ellos. De los cladogramas obtenidos, los más parsimoniosos muestran (Fig. 5.23C) que (i) los conodontos deberían ser considerados cordados basales, ya que ningún cladograma apoya la hipótesis de los conodontos como vertebrados [aunque señalan que al incluir los urocordados y cefalocordados como grupos externos al igual que DONOGHUE *et al.* (2000) se restringen otras opciones para su afinidades]; (ii) las sinapomorfias

reconocidas para los distintos grupos son las siguientes: Chordata, se define por la presencia de una notocorda, Craniata, por un cráneo, Vertebrata, por arcualia (vértebras), Euvertebrata, por tejidos mineralizados del esqueleto, Gnathostomata, por mandíbulas y Eugnathostomata, por dientes; y (iii) contrariamente a la opinión de SMITH *et al.* (1996), los dientes no aparecieron antes que la mandíbula. En general, concluyen que los elementos conodontales no son homólogos con los dientes de los gnatostomados, fundamentalmente por la falta de cavidad pulpar, que las mandíbulas aparecieron con los placodermos y los dientes con los eugnathostomados [equivalente al Grupo Corona Gnatostomados de DONOGHUE *et al.* (2000), comparar figuras 5.23B2 y 5.23C].

GOUEMAND *et al.* (2010), como se ha mencionado en el apartado anterior, en la reconstrucción del aparato de *Novispathodus* y el tipo de movimiento de sus elementos S infieren la posible presencia de un “cartílago lingual”. Estos autores reconocen que dicha presencia ha sido inferida en su modelo de forma indirecta y no directamente por su determinación en las impresiones carbonosas de los conodontos conocidos hasta la fecha. Además, sugieren que su modelo apoya la afinidad de los conodontos con los vertebrados, y en concreto con los ciclostromados basales (entre lampreas y ostracodermos, Fig. 5.23D). En esta situación, el cartílago asociado a los músculos protractores y retractores sería un carácter plesiomórfico del Grupo Corona Vertebrados, que perdieron los gnatostomados.

Uno de los trabajos más recientes que debe ser destacado dentro de la controversia sobre las afinidades de los conodontos es el de MURDOCK *et al.* (2013). Su importancia radica en que analizaron la estructura interna de los elementos conodontales tanto de paraconodontos como de euconodontos primitivos y la organización de sus tejidos mineralizados mediante microscopía tomográfica de rayos-X con el sincrotrón (“SRXTM”). Observaron que los paraconodontos presentaban diferentes grados en la diferenciación de su estructura interna, de formas más simples a más complejas (con un mayor número de tipos de tejidos mineralizados) y que el cuerpo basal de los euconodontos primitivos era casi indistinguible de los paraconodontos más derivados. Estos autores concluyeron que los caracteres presentes en el cuerpo basal de los euconodontos se fueron incorporando de forma gradual en la estructura interna de los paraconodontos en función del grado evolutivo de éstos. Como señalan MURDOCK *et al.* (2013) y JANVIER (2013) esta conclusión tiene consecuencias inmediatas sobre diversos aspectos controvertidos hasta el momento.

(a) DONOGHUE (1998) consideró que los elementos conodontales serían homólogos a los odontos de las escamas y de los dientes de los vertebrados, con un patrón similar de crecimiento y de estructura interna (la corona de los elementos conodontales sería homóloga con un tejido duro tipo esmalte y su cuerpo basal con dentina). Esta propuesta inspiró la

hipótesis “de dentro-hacia afuera” [*“Inside-out” hypothesis*, SMITH & COATES (1998, 2000, 2001); SMITH (2003)] por la que los odontodos se habrían formado por tejido endodérmico en la faringe de los vertebrados para posteriormente extenderse externamente por el cuerpo del animal en forma de escamas. Esta hipótesis lleva implícito, además, que los dientes se habrían originado antes que las mandíbulas. MURDOCK *et al.* (2013) indican que la estructura interna y los tejidos mineralizados de los elementos euconodontales se habrían formado de forma gradual a partir de estructuras mineralizadas simples presentes en los grados menos desarrollados de diferenciación estructural de los paraconodontos, y que estas estructuras son muy diferentes de los odontodos. En consecuencia las similitudes estructurales, topológicas y ontogenéticas entre los elementos conodontales de los euconodontos, especialmente de los más evolucionados, y de los odontodos de los vertebrados más que implicar homología entre éstos, indicaría un destacado caso de convergencia evolutiva. En función de lo anterior, MURDOCK *et al.* (2013) rechazan la hipótesis de un origen interno de los odontodos, manteniendo que los dientes y dentículos faríngeos de los vertebrados habrían sido fruto de la invasión progresiva de tejidos dérmicos en la boca y en la faringe relativamente poco después del origen de las mandíbulas (RÜCKLIN *et al.* 2012).

(b) Para JANVIER (2013) lo expuesto en el punto anterior implicaría que el ancestro común más reciente entre los conodontos y los vertebrados portadores de odontodos carecía de tejidos esqueléticos mineralizados.

(c) MURDOCK *et al.* (2013) señalan que la estructura interna y composición del cuerpo basal de los euconodontos habría derivado del incremento de la diferenciación estructural de los paraconodontos corroborando la hipótesis de homología entre éstos, previamente expuesta por otros autores (MÜLLER &

NOGAMI, 1971; BENGTSON, 1976; SZANIAWSKI, 1987; SZANIAWSKI & BENGTSON, 1993). Consecuentemente también apoyaría la hipótesis de que el tejido tipo esmalte que compone la corona habría derivado de un ancestro paraconodonto con un cierto grado de diferenciación estructural. En función de esto, los autores señalan que el tejido de la corona de los elementos conodontales y el esmalte de los vertebrados, más que homólogos (como indican SANSOM *et al.*, 1992, 1994; DONOGHUE, 1998; DONOGHUE *et al.*, 1998), habrían evolucionado independiente y convergentemente. La homología entre el tejido mineralizado del cuerpo basal con la dentina de los vertebrados, se basaría exclusivamente en la correspondencia propuesta, en la relación topológica y la forma similar de desarrollo del tejido lamelar de la corona con el tejido del cuerpo basal. En función de lo anterior, se resume que los elementos conodontales habrían evolucionado de forma independiente respecto de los dientes de los vertebrados y de los odontodos.

(d) Como indican MURDOCK *et al.* (2013), aunque los conodontos desarrollaron una de las primeras formas de esqueleto mineralizado dentro de los vertebrados (si se consideran vertebrados basales), este esqueleto habría evolucionado de forma independiente del esqueleto de otros vertebrados.

(e) Para JANVIER (2013), al eliminar los tejidos mineralizados duros de los conodontos como uno de los caracteres que los relacionan con los vertebrados, sólo queda la interpretación de las impresiones de sus tejidos blandos para poder mantener esta adscripción.

Debido a que no existe un consenso unánime respecto a las afinidades de los conodontos con los vertebrados, en este trabajo no se incluye a los conodontos dentro de la Clase Vertebrata.

6.-SISTEMÁTICA



Gnathodus mosquensis PANDER (1856,
p. 34, Tab. 2A, figs. 10a, b)

6. SISTEMÁTICA

Las clasificaciones supragenéricas más empleadas en conodontos (término que en este trabajo equivale a los euconodontos) han sido, fundamentalmente, las de SWEET (1988) y DZIK (1991). Como se ha observado en el caso del Filo y de la Clase, los avances tanto en el conocimiento del animal conodonto y de los elementos que componen su aparato conodontal (gracias al reconocimiento de un mayor número de asociaciones naturales), como en la implantación y desarrollo de la taxonomía multielemental, han favorecido nuevas propuestas a nivel de Orden, Familia y Género, respecto a los esquemas tradicionales.

DONOGHUE *et al.* (2008) basándose en el concepto de “homología basada en la topología” de PURNELL *et al.* (2000) y en la evolución experimentada por la taxonomía multielemental, consideraron que estos hechos favorecían la aplicación de análisis cladísticos en conodontos, los cuales habían sido, comparando con otros grupos, poco utilizados. Estos autores decidieron reexaminar tanto las relaciones evolutivas entre los distintos taxones como evaluar los esquemas de clasificación de SWEET (1988) y DZIK (1991) bajo esta perspectiva. Para ello emplearon un número determinado de caracteres reconocidos en los elementos del aparato conodontal de distintos taxones (utilizando no sólo elementos P₁ sino también el resto de elementos del aparato, P₂, M y S). Estos taxones, y sus aparatos, fueron adscritos a tres categorías, (i) taxones de los que se disponía de asociaciones naturales, (ii) taxones de los que se podía inferir sus homología topológica y (iii) taxones con homología topológica o de orientación inciertas. Realizaron varios análisis cladísticos, empleando primero los datos del primer grupo de taxones y añadiendo sucesivamente a éste, el de los otros dos grupos. En los análisis aplicaron una serie de medidas, como el índice de congruencia, evaluaron los niveles de homoplasia y seleccionaron los cladogramas con un mayor nivel de parsimonia. Uno de los criterios de selección básicos que emplearon fue que los clados o grupos obtenidos que reflejaban las relaciones evolutivas entre taxones de conodontos fuesen grupos monofiléticos. Los resultados obtenidos en los distintos análisis quedaron reflejados tanto en un cladograma como en un esquema taxonómico propuestos por DONOGHUE *et al.* (2008), reproducido aquí en la Figura 6.1. Los autores prefirieron reconocer formalmente sólo grupos monofiléticos y eventos cladogénicos de gran orden, y mantuvieron a aquellos clados que se habrían quedado sin nombrar pero que equivalían en composición a conceptos taxonómicos pre-existentes.

(a) Modificaciones respecto al esquema de SWEET (1988)

SWEET (1988) en su propuesta de clasificación supragenérica reconoce tres grandes órdenes, Prioniodontida, Prioniodinida y Ozarkodinida. En cambio, DONOGHUE *et al.* (2008):

- reconocen una disposición parafilética de muchos clados basales, varios de los que SWEET (1988) asignó al orden Prioniodontida, por lo que DONOGHUE *et al.* (2008) expanden el clado Prioniodontida, dándole categoría de División, para abarcar así todos los taxones de su análisis.

- también en relación con el orden Prioniodontida de SWEET (1988), sólo reconocen a los Bactrognathidae como un clado, y aun así, su composición difiere de la propuesta por SWEET (1988). Estos autores concuerdan también con este autor en las relaciones propuestas para algunos taxones pero muchos de los que son reconocidos por Sweet como prioniodontidos derivados, aparecen como primitivos en los resultados de DONOGHUE *et al.* (2008).

- obtienen dos grandes clados similares a los órdenes Prioniodinida y Ozarkodinida de SWEET (1988), a los cuales les confieren categoría de subórdenes.

- consideran, a su vez, el Orden Ozarkodinida, como un clado de gran tamaño dentro de Prioniodontida, y que incluye los clados con rango de suborden, Prioniodinina y Ozarkodinina. La diferencia fundamental, como señalan DONOGHUE *et al.* (2008), radica en que para SWEET (1988) Ozarkodinida habría derivado de su Prioniodontida, implicando que estos grupos se encuentran más relacionados entre sí que con los Prioniodinida, pero para estos autores, Prioniodinina y Ozarkodinina se resuelven como grupos hermanos. Para DONOGHUE *et al.* (2008) las comparaciones a nivel de familia se vuelven más complicadas porque como indican, muchas de las familias del esquema de SWEET (1988) son parafiléticas, incluyendo los ancestros de otras familias [i.e. la Familia Spathognathodontidae de SWEET (1988), contiene los ancestros de muchas de sus familias de ozarkodínidos derivados].

(b) Modificaciones respecto al esquema de DZIK (1988)

- DZIK (1991) distinguía dos grandes órdenes, Prioniodontida y Ozarkodinida, coincidiendo en gran parte con los resultados de DONOGHUE *et al.* (2008), de forma que Ozarkodinida sería un clado hermano de Prioniodontida.

- El Orden Ozarkodinida de DZIK (1991) se encontraba subdividido en dos subórdenes, Plectodinina y Ozarkodinina, pero aunque DONOGHUE *et al.* (2008) también reconocen dos subórdenes (Prioniodinina y Ozarkodinina), no se corresponden con los de DZIK (1991). De hecho, estos autores señalan que su Orden Ozarkodinina sería una combinación de las superfamilias Polygnathacea, Palmatolepidacea y Gondolellacea de Dzik.

- Para DZIK (1991), el miembro basal del grupo sería *Ozarkodina*, que según DONOGHUE *et al.* (2008) no es inconsistente con el clado de (*Ozarkodina excavata* + Yao-

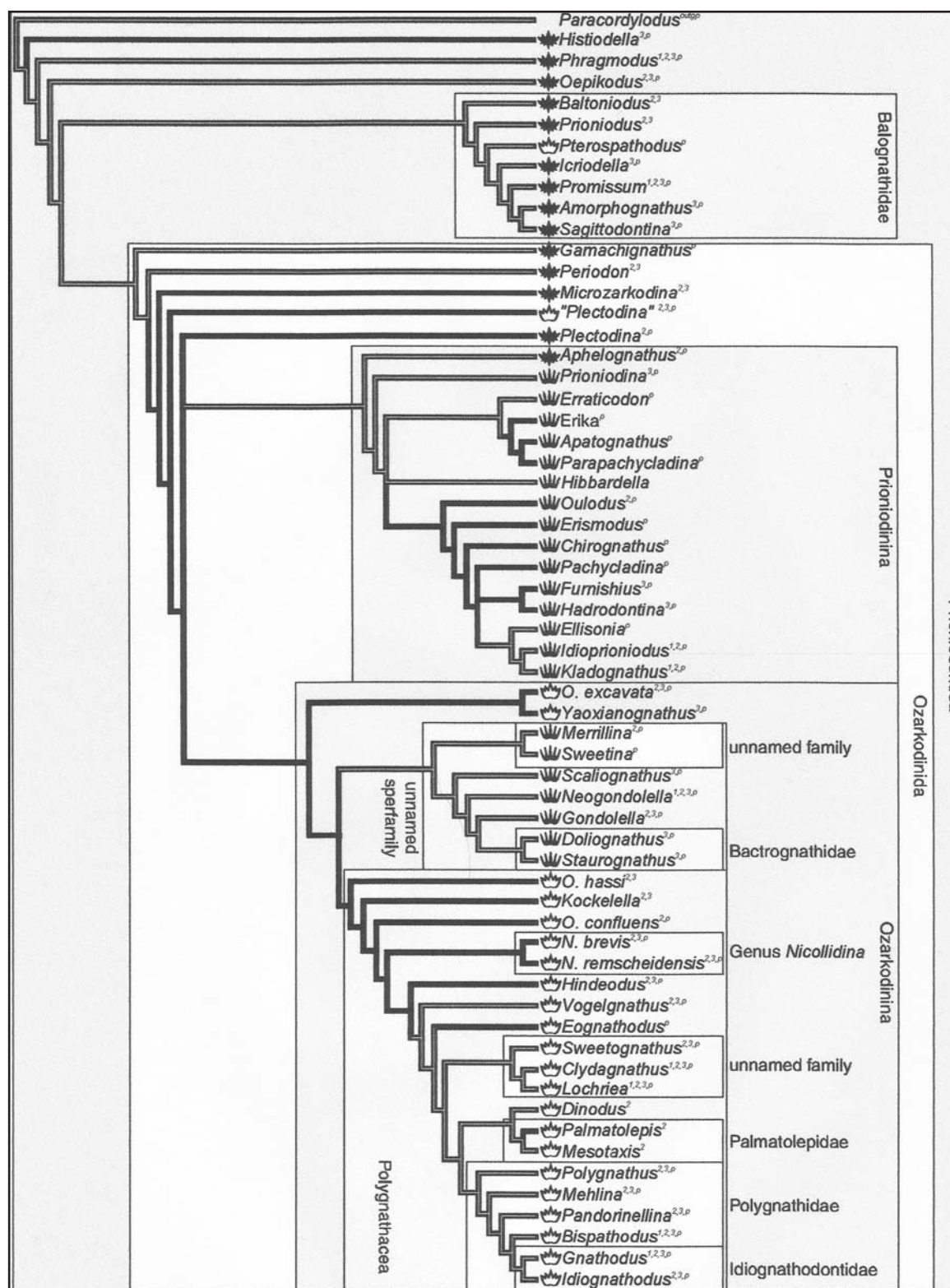


Figura 6.1.- Cladograma en el que se superpone la clasificación supragenérica propuesta por DONOGHUE *et al.* (2008) basada en análisis cladísticos.

xinanognathus) obtenido por éstos y propuesto como el clado más primitivo, pero señalan que al ser *Ozarkodina* visto como un grupo polifilético, la hipótesis de *Ozarkodina* como miembro más primitivo, no se ve favorecida.

En este trabajo se emplea, en gran parte, el esquema de clasificación de SWEET (1988) debido a que en el esquema de DONOGHUE *et al.* (2008), algunas de las relaciones evolutivas de los taxones de diferentes clados,

así como las relaciones entre los distintos clados (como por ejemplo dentro de su suborden Ozarkodinina) siguen siendo problemáticas. Además, algunos taxones presentes en las asociaciones de Marruecos y descritos en el presente trabajo (i.e. *Cavusgnathus*, *Mestognathus*, *Syncladognathus*) no se encuentran incluidos en el esquema de DONOGHUE *et al.* (2008). Este hecho posiblemente se deba a que las homologías topológicas de algunos de los elementos de estos taxones aún continúan

siendo estudiadas, fundamentalmente por la falta de asociaciones naturales y escasez de reconstrucciones multielementales de sus aparatos. No obstante, se han introducido ciertas modificaciones a la clasificación de SWEET (1988) en el caso de unos pocos taxones. En el caso del género *Vogelgnathus* NORBY & REXROAD, 1985, PURNELL & VON BITTER (1992) al reexaminar el material existente y al incorporar nuevas especies en el género, no consideran que éste deba incluirse dentro de la Familia Spathognathodontidae. En una situación similar se encuentra el género multielemental *Synclodognathus* REXROAD & VARKER, 1992. Este género también fue incluido por SWEET (1988) dentro de la Familia Spathognathodontidae, bajo el nombre *Hindeodus scitulus* (HINDE, 1900), pero REXROAD & VARKER (1992) después de la revisión del material que lo compone tampoco lo incluyen dentro de esta familia. Tanto PURNELL & VON BITTER (1992) como REXROAD & VARKER (1992) no consideran que sus relaciones filogenéticas con los miembros de esta familia se encuentren lo suficientemente claras, por lo que siguiendo a estos autores, en este trabajo no se asigna a la Familia Spathognathodontidae. Otro caso interesante es el de "*Gnathodus*" *homopunctatus*, ya que en el reciente estudio de ATAKUL-ÖZDEMİR *et al.* (2012) se describe su posible aparato multielemental y mediante análisis cladísticos ha sido propuesto como perteneciente al género *Lochriea* y no a *Gnathodus*.

En el presente trabajo se describen los géneros y especies multielementales y los diferentes elementos P, M, y S que componen el aparato individualmente, a partir de las reconstrucciones conocidas de las asociaciones naturales ya descritas. Primero se hace referencia a la especie multielemental y se le asigna la sinonimia para ese elemento. Seguidamente en el subapartado "Denominación morfotaxonómica" se indica el nombre del elemento conodontal según la morfotaxonomía. Posteriormente se describe cada elemento. En algunos casos, los elementos P₁ llevan el nombre de la especie multielemental correspondiente mientras que el resto de elementos (P₂, M y S) se consideran como elementos vicariantes del resto de especies del mismo género multielemental siguiendo el concepto de varios autores que así lo han indicado en cada caso. Esta asignación de los elementos ramiformes y/o pectiniformes pero no de plataforma es discutida en los géneros multielementales implicados.

6.1.- Nomenclatura abierta y listas de sinonimia

En cuanto a la nomenclatura abierta se ha seguido a BENGTON (1988), considerando que:

- aff.—es un término para relacionar un taxón nuevo, no descrito con uno ya nombrado.
- cf.—indica que la identificación es provisional.
- ?—indica que la identificación es incierta.
- sp. o ssp.—indica que la identificación específica o

subespecífica es imposible o no se ha intentado.

n. sp. o n. ssp.—indica que la especie o subespecie pertenece a una nueva especie y no puede asociarse con ninguna conocida.

Cuando en el texto se hace referencia a alguna especie morfotaxonómica, se cita su nombre morfotaxonómico seguido de "s.f.", correspondiente a *sensu forma*, para distinguir la denominación morfotaxonómica de la denominación multielemental.

En las listas de sinonimia se emplea la notación recogida en MATTHEWS (1973) de forma que:

2016—ningún signo delante del año indica que el autor no tiene por qué responsabilizarse por incluir la referencia, pero que, al mismo tiempo, no existen causas para dudar de tal adscripción.

2016—el año en redonda implica que el trabajo contribuye al conocimiento de la especie. [cop. ROUNDY (1926)] indica que la ilustración no es nueva sino una repetición de una previa ilustrada en ROUNDY (1926).

non 2016—el término "non" delante del año indica que el trabajo se refiere a una especie distinta.

2016—el año en cursiva indicaría que el trabajo contiene una mención de la especie, pero sin descripción e ilustración.

*2016—el asterisco delante del año implica que el nombre de la especie se considera válido bajo los términos del artículo 11 del CINZ y que las menciones previas a este nombre deben considerarse como *nomina nuda*.

?2016—el signo de interrogación delante del año implica que la referencia está sujeta a dudas debido al modo en que se presenta.

v2016—la "v" delante del año (*vidimus*) señala que el autor ha podido revisar los ejemplares depositados relacionados con el trabajo citado. Se le pueden añadir a este signo, alguno de los anteriores en función de cómo los interprete el autor.

p.2016—el término "p" delante del año (*partim*) señala que la referencia se aplica sólo en parte a la especie bajo discusión.

6.2.- Clasificación

Phylum **CHORDATA** BATESON, 1886

Clase **CONODONTA** EICHENBERG, 1930

Subclase **CONODONTI** BRANSON, 1938

Orden **Prioniodinida** SWEET, 1988

SWEET (1988) considera que este orden se compone de 5 familias y 45 géneros. Sus representantes más antiguos proceden de principios del Ordovícico (asignados al género *Erraticodon*), mientras que los más modernos son de finales del Triásico (*Misikella*), los cuales también son uno de los últimos representantes de este grupo fósil (Fig. 6.2). Las formas que se adscri-

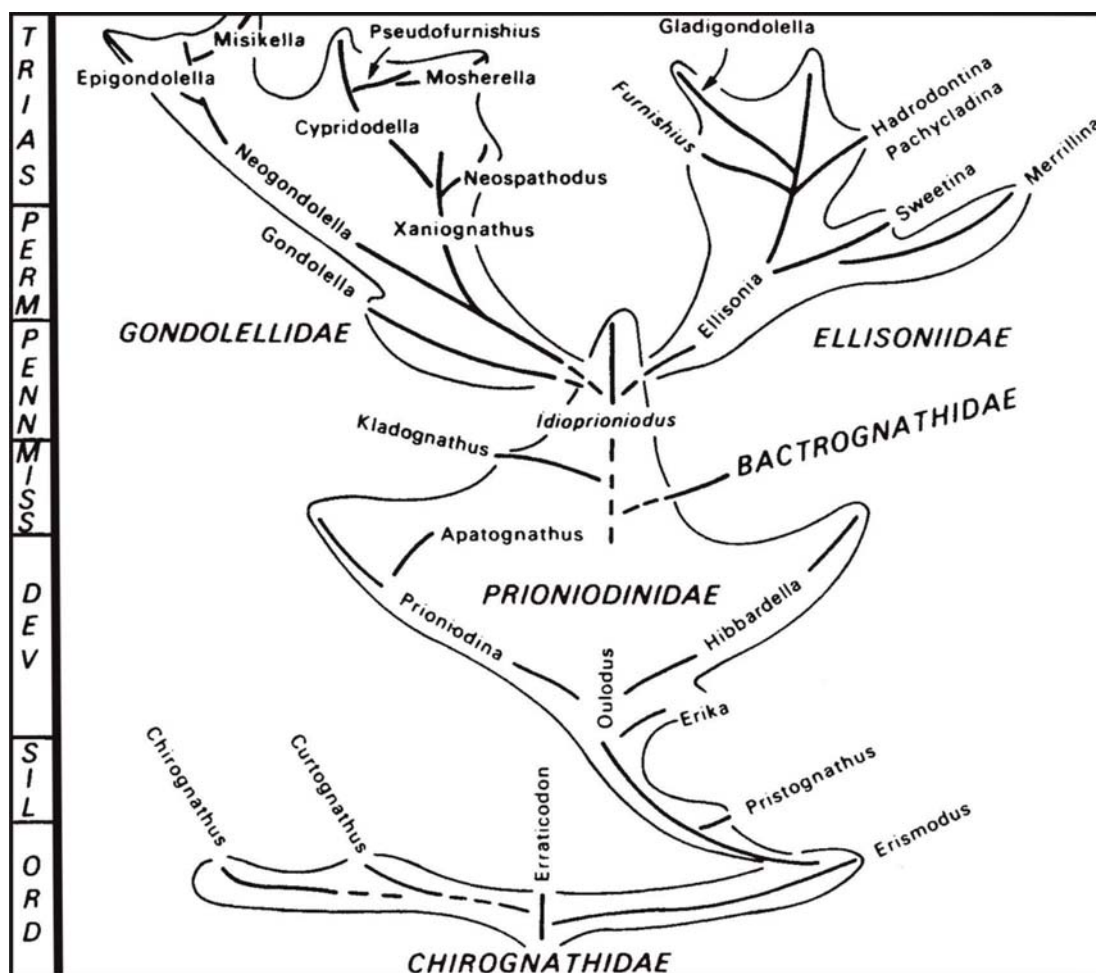


Figura 6.2.- Familias y géneros del Orden Prioniodinida según SWEET (1988).

ben a este orden se caracterizan según SWEET (1988) por presentar un aparato con seis a siete tipos morfológicos (sexi o septimembrado) en el que ambas posiciones P están ocupadas por elementos ramiformes digirados extensiformes.

SWEET (1988) considera que muchos de los taxones que asigna a este orden forman grupos monofiléticos, confirmado en los resultados de los análisis cladísticos realizados por DONOGHUE *et al.* (2008). En cambio, estos autores no apoyan la hipótesis de SWEET (1988) de que *Idioprioniodus* incluye el ancestro común de los Gondolellidae y de *Ellisonia*. DONOGHUE *et al.* (2008) señalan que en los árboles filogenéticos obtenidos por ellos no se han podido dilucidar las relaciones de los taxones dentro del clado por lo que continúan siendo problemáticas.

Familia Prioniodinidae BASSLER, 1925

Uno de los primeros prioniodinideos es *Oulodus*, el cual habría evolucionado a partir de *Erismodus*, género perteneciente a la familia Chirognathidae (SWEET & SCHÖNLAUB, 1975), incluido dentro del orden Prioniodinida por SWEET (1988). Para ello, el autor se basa en que la estructura del aparato de *Oulodus* está presente

de forma anticipada en *Erismodus*, ya que en las distintas especies potenciales de *Erismodus* de las que podría haber evolucionado *Oulodus*, hay un elemento digirado extensiforme (o “prioniodiniforme”) en posición P₁, patrón que se repite en todas las especies jóvenes de *Oulodus* (en las especies adultas, ambas posiciones P están ocupadas por elementos digirados extensiformes, u “oulodiformes”).

Para SWEET (1988) esta familia engloba una serie de géneros como *Oulodus*, *Hibbardella*, *Apatognathus*, *Prioniodina*, *Kladognathus* e *Idioprioniodus* implicando que el rango estratigráfico de esta familia abarca casi la totalidad del Paleozoico (Fig. 6.2).

Género *Idioprioniodus* GUNNEL, 1933

Especie tipo: *Idioprioniodus cornutus* (STAUFFER & PLUMMER, 1932) por designación de MERRILL *et al.* (1987).

Morfotaxonomía

- 1933 *Idioprioniodus* GUNNEL, p. 265.
- 1953 *Geniculatus* HASS, p. 77.
- 1953 *Roundya* HASS, p. 88.
- 1956 *Neoprioniodus* RHODES & MÜLLER, p. 698.

Taxonomía multielemental

- 1952 *Duboisella* RHODES, p. 895.
 1972 *Neoprioniodus* VON BITTER, p. 68.
 1973 *Idioproniodus* BAESEMANN, p. 703.
 1974 *Idioproniodus* MERRILL & MERRILL, p. 119.
 1975 *Idioproniodus* NICOLL & REXROAD, p. 20.
 1976 *Idioproniodus* NORBY, p. 130.
 1981 *Idioproniodus* ROBINSON, p. 149.
 1983 *Idioproniodus* CHAUFFE, p. 418.
 1995 *Idioproniodus* CHAUFFE & NICHOLS, p. 887.

Diagnosis según SWEET (1988) CHAUFFE & NICHOLS (1995) y PURNELL & VON BITTER, (2002).

Aparato seximembrado a septimembrado (SWEET, 1988). Compuesto por los siguientes elementos: elemento P₁ ponderosiforme (elemento “*ponderosa*”, x2) o geniculado (elemento “*claviger*”, x2), digirado obtuso; elemento P₂ clarkiforme (elemento “*clarki*”, x2), digirado modificado; elemento M neoprioniodóntido (elemento “*conjunctus*”, x2), dolobrado o maquelado, según PURNELL & VON BITTER (2002); elemento S₀ hibbardélido (elemento “*subacoda*”, x1), alado; elemento S₁ metalonchodínido (elemento “*bidentata*” o “*multidentata*”, x2) digirado agudo; elemento S₂ lonchodínido (elemento “*lexingtonensis*”, x2), digirado agudo y elementos S₃-S₄ lignonodínido (elemento “*typa*”, x4), bipennados (CHAUFFE & NICHOLS, 1995; PURNELL & VON BITTER, 2002). Todos los elementos presentan pareja simétrica excepto los elementos S₀.

Discusión

El aparato del género multielemental *Idioproniodus* y sus especies, fue reconstruido por primera vez a partir de ejemplares del Pensilvánico de Norteamérica (RHODES, 1952; VON BITTER 1972; BAESEMANN, 1973; MERRILL & MERRILL, 1974) y posteriormente, reconocido en materiales del Misisípico (NICOLL & REXROAD, 1975; NORBY, 1976, CHAUFFE, 1983; CHAUFFE & NICHOLS, 1995). De hecho, fue uno de los primeros aparatos en reconstruirse en sentido multielemental.

GUNNELL (1931) describió 5 especies nuevas a partir de los conodontos recuperados en materiales del Desmoinesense de Lexington, Missouri. Las incluyó dentro del género *Prioniodus*: *Prioniodus subacodus* s.f., *Prioniodus lexingtonensis*, *Prioniodus clarki*, *Prioniodus conjunctus* y *Prioniodus bidentatus*. En 1933, este autor estableció el género *Idioproniodus* a partir de especímenes del Missouriano del área de Kansas, designando como especie tipo a *Idioproniodus typus* GUNNELL, además de reasignar parte de los ejemplares de Lexington a este nuevo género.

Lonchodina? ponderosa, otro de los elementos de *Idioproniodus*, fue descrito por ELLISON en 1941. Este autor fue uno de los que señaló la pérdida del elemento metalonchodínido, o “*bidentata*” a finales del Desmoinesense (=Moscoviense superior).

En 1952, RHODES realizó una primera aproximación de reconstrucción multielemental a partir de asociaciones naturales provenientes de las Pizarras Negras de la Cuenca de Illinois (Atokiense superior a Missouriano superior; miembros Seville a La Salle). El nombre genérico era *Duboisella*, su especie tipo, *Duboisella típica* y los elementos que lo conformaban eran: “*subacodus*”, “*typus*”, “*clarki*”, “*conjunctus*” y “*bidentatus*” (Fig. 6.3). Aunque respecto a este último, MERRILL & MERRILL (1974) mencionan que no reconocieron un elemento de tipo “*bidentata*” en el holotipo de RHODES (1952). No incluyeron elementos de “*lexingtonensis*”, “*ponderosa*” o “*geniculatus*”.

HASS, en 1953, estableció el género de morfotaxonomía *Geniculatus*, a partir de especímenes de la Formación Barnett en Texas (Misisípico inferior), referidos originalmente como *Polygnathus claviger* por ROUNDY (1926), siendo su especie tipo *Geniculatus claviger* (ROUNDY). Bajo este nombre se agrupan aquellos ejemplares geniculados, asimétricos y con procesos masivos alargados que en las formas juveniles tienen procesos alargados y delicados pero que en adultos llegan a formar una estructura de tipo plataforma. En este trabajo, se ilustran también, los elementos *Roundya barnettana* (“*subacoda*”), *Prioniodus inclinatus* (“*conjunctus*”), *Ligonodina roundyi* (“*typa*”), *Lonchodina paraclarki* (“*clarki*”) y *Metalonchodina* sp. A (“*bidentata*”). Además, este último autor ilustra nuevamente el holotipo y paratipo de *Polygnathus? claviger* (“*claviger*”) el hipotipo de *Prioniodus* sp. D (“*ponderosa*”) y el hipotipo de *Prioniodus healdi* (“*ponderosa*”), todos ellos de ROUNDY (1926).

VON BITTER (1972), siguiendo el modelo de RHODES (1952), incluyó en su reconstrucción multielemental cuatro de los cinco elementos de *Duboisella*, “*subacodus*”, “*typus*”, “*clarki*”, y “*conjunctus*”, reasignándolos a una nueva especie, *Neoprioniodus conjunctus*, utilizando como nombre específico el de uno de los componentes (Fig. 6.3). Este autor también indicó una posible relación con los elementos “*ponderosa*” y “*lexingtonensis*”. En su material no se encuentran elementos de tipo “*bidentatus*” porque este elemento no está presente en rocas de edad Virgiliense (=Kasimoviense superior-Gzeliense). MERRILL & MERRILL (1974), consideraron a VON BITTER (1972) como el primer revisor de la reconstrucción multielemental del aparato de *Idioproniodus*. Según estos autores, VON BITTER (1972), seleccionó un nombre específico válido para la especie de Lexington, (Missouri), aunque se equivocara al asignar el nombre genérico (*Neoprioniodus* en lugar de *Idioproniodus*).

BAESEMANN (1973) recuperó para su reconstrucción del aparato conodontal el nombre genérico correcto, *Idioproniodus*, prioritario por antigüedad, aunque designó a la especie como *I. lexingtonensis*, a partir de material de la misma edad y área con el que GUNNELL (1933) describió *I. typus*. Dentro de su reconstrucción










Posiciones	P1		P2	M	S0	S1		S2	S3	S4
Elementos										
Autores	<i>claviger</i>	<i>ponderosa</i>	<i>clarki</i>	<i>conjunctus</i>	<i>subacoda</i>	<i>bidentata</i>	<i>multidentata</i>	<i>lexingtonensis</i>	<i>typa</i>	<i>typa</i>
Este trabajo	P1	P1	P2	M	S0	S1α?	S1β?	S2	S3	S4
PURNELL & VON BITTER (2002)	P1		P2	M	S0	S1		S2	S3	S4
SOMERVILLE (1999)	Pa		Pb	M	Sa	Sb1		Sb2	Sc	
CHAUFFE & NICHOLS (1995)	Pb	Pb	Sb1	M	Sa	Sb2		Sb3	Sc	
VARKEER (1994)	?Sbα		?Sbβ		Sa	Pb		?Sbα	Sc	Sc
REXROAD (1993)	Sb2 Pb?		Sb1	M1 M2	Sa	Pa?		Sc3	Sc1 Sc2	
STONE & GERAGHTY (1994)	Sc2		Sc1	M	Sa	P		Sc3	Sb	
STONE (1991)	Sb2		Pb	M	Sa	Pa		Sb1	Sc	Sc?
SWEET (1988)			Pb	M	Sa	Pa		Sb	Sc	
DEAN (1987)	Sbγ		Sbβ	M	Sa	Pb		Sbα	Sc	Sc
HIGGINS & WAGNER GENTIS (1982)	B3b		B1b	N1	B3a		N2	B2	B1a	
HOROWITZ & REXROAD (1982)	αPb		Sb	M	Sa	Pb		Pb	Sc	
REXROAD (1981)			Sb	M	Sa	M		Pb	Sc	
NORBY (1976)	B2c		B2b	N1	B3	N2		B2a	B1	B1
NICOLL & REXROAD (1985)	elemento <i>paraclaviger</i>		elemento <i>clarki</i>	elemento <i>conjunctus</i>	elemento aff. <i>subacoda</i>	elemento aff. <i>bidentata</i>			elemento <i>typus</i>	
MERRILL & MERRILL (1974)	elemento <i>ponderosa</i>		elemento <i>clarki</i>	elemento <i>conjunctus</i>	elemento <i>subacoda</i>	elemento <i>bidentatus</i>		elemento <i>lexingtonensis</i>	elemento <i>typus</i>	elemento <i>typus</i>
BAESEMANN (1973)	B3b		B1b	N	B3a			B2	B1a	
VON BITTER (1972)			Pl	Ne	Tr				Hi	
RHODES (1952)				elemento <i>Prioniodus</i>	elemento <i>Hibbardella</i>	elemento <i>Metalonchodina</i>			elemento <i>Ligonodina</i>	

Figura 6.3.- Notación de los elementos individuales del aparato conodontal de *Idioprioniodus* GUNNELL según diversos autores. La presencia de algunos de los elementos dependerá de la especie de *Idioprioniodus*.

multielemental del aparato incluyó las formas “*ponderosa*”, “*clarki*”, “*subacoda*”, “*lexingtonensis*”, “*typus*” y “*conjunctus*” (Fig. 6.3).

MERRILL & MERRILL (1974), siguiendo las observaciones de ELLISON (1941) consideraron que la pérdida del elemento “*bidentata*” tenía valor específico, y que ésta fue gradual, de tal forma que las especies *Idioprioniodus conjunctus* (GUNNELL, 1931) (que contiene el elemento “*bidentatus*” y restringido a rocas del pre-Missouriense) e *Idioprioniodus typus* GUNNELL, 1933

(que no contiene el elemento “*bidentatus*”) coexistieron. Esta última especie reemplazó gradualmente a *I. conjunctus* a partir del Desmoinesense superior (Moscoviense superior), siendo el único representante de *Idioprioniodus* en rocas del Missouriano (Kasimoviense inferior). MERRILL & MERRILL (1974) analizaron estadísticamente las asociaciones de conodontos de rocas de edad Atokiense a Virgiliense (Moscoviense a Gzeliense). Concluyeron que el aparato de *Idioprioniodus* era dimórfico, estando constituido el dimorfo 1 por elementos de tipo “*subacodus*” (x1), “*conjunctus*” (x2),

(“*bidentatus*”) (x2), “*typus*” (x4) y “*clarki*” (x4), y el dimorfo 2 por “*subacodus*” (x1), “*conjunctus*” (x2), (“*bidentatus*”) (x2), “*typus*” (x2), “*lexingtonensis*”(x2) y “*ponderosa*” (x4) (Fig. 6.3). Al elemento “*bidentatus*” lo anotan entre paréntesis porque su presencia depende de la edad del material con el que se esté trabajando. Ambos dimorfos serían igualmente abundantes (razón 1:1) y el elemento “*subacoda*” no estaría apareado, existiendo sólo un elemento en la posición S_0 .

NORBY (1976), basándose en asociaciones naturales de la Caliza Glen Dean (Chesteriense) reconstruyó el aparato de *Idioprioniodus healdi* en el que además de los elementos “*subacoda*”, “*ponderosa*”, “*conjunctus*”, “*bidentata*”, “*clarki*” y *typa*” (Fig. 6.3), incluía el elemento “*lexingtonensis*”, según CHAUFFE & NICHOLS (1995) típico de *I. conjunctus*. Para este autor, *I. healdi* era el sinónimo más antiguo de *I. conjunctus*, al tener el aparato de las dos especies la misma composición, por lo que incluyó *I. conjunctus* dentro de la sinonimia de *I. healdi* y que *I. healdi* pudo evolucionar de *Hibbardella* durante el Devónico o Misisípico inferior.

CHAUFFE & NICHOLS (1995) mencionan que MERRILL (1980) señaló que aunque los elementos ponderosiformes y geniculados pueden ocurrir ambos en una misma muestra, en la Formación Barnett, los niveles que contienen uno de los elementos o el otro, se van alternando, siendo el elemento geniculado más común en las partes inferior y superior de la formación y el ponderosiforme en las muestras intermedias. Debido a esta distribución y al desarrollo inusual de sus procesos, varios autores como MERRILL (1980), MERRILL & GRAYSON (1987) y MERRILL *et al.* (1990) consideraron que la forma geniculada era un ecofenotipo del elemento ponderosiforme. Para MERRILL (1980) y REXROAD (1981), además, el elemento ponderosiforme y el geniculado serían elementos “Pb” alternativos en distintos aparatos de *Idioprioniodus*, por lo demás idénticos. Aunque, como mencionan CHAUFFE & NICHOLS (1995), MERRILL (1980) mantuvo estas especies multielementales de *Idioprioniodus* en nomenclatura abierta.

NAMY (1980) empleó el nombre *I. paraclaviger* (REXROAD) para una reconstrucción en la que ilustraba elementos tanto ponderosiformes como geniculados, pero como indican CHAUFFE & NICHOLS (1995), no queda claro si los consideraba parte de un mismo aparato o elementos P de distintos aparatos. Su lámina y descripción fueron publicadas por MERRILL & GRAYSON (1987) bajo el nombre de *Idioprioniodus paraclaviger*. Posteriormente, en 1990, MERRILL y colaboradores continuaron manteniendo en nomenclatura abierta los dos aparatos de *Idioprioniodus*.

MERRILL *et al.* (1987), al revisar las localidades y el material de STAUFFER & PLUMMER (1932), concluyeron que *Idioprioniodus typus* GUNNELL, 1933 e *Idioprioniodus cornutus* (STAUFFER & PLUMMER, 1932) eran la misma especie por lo que las pusieron en sinonimia y

designaron a *I. cornutus* como especie tipo del género *Idioprioniodus* por su antigüedad.

Para SWEET (1988) el aparato de *Idioprioniodus* estaría constituido por elementos “Pa” digirados (metalonchodínidos), “Pb” digirados (ponderosiformes), M dolobrados, “Sb” y “Sc” bipennados y “Sa” alado (Fig. 6.3). Además, menciona la existencia de algunos elementos ramiformes y pectiniformes encontrados en colecciones de conodontos pre-Chesterienses que podrían ser representantes tempranos de *Idioprioniodus*.

CHAUFFE & NICHOLS (1995) reconocen hasta cuatro especies del género multielemental *Idioprioniodus*: *Idioprioniodus? healdi*, *Idioprioniodus? claviger*, *Idioprioniodus conjunctus* e *Idioprioniodus cornutus* [especie tipo, y para los autores sinónimo de *I. typus* siguiendo a MERRILL *et al.* (1987)]. El género *Idioprioniodus* se encontraría restringido al Carbonífero, registrándose desde el Osagense superior (Misisípico inferior) al Virgiliense (Pensilvánico) en Norteamérica. Estos autores señalan que su ancestro es desconocido, aunque elementos similares se registran en faunas del Devónico Superior (el género *Cryptotaxis* podría estar relacionado con *Idioprioniodus*) y del Kinderhookiense (Misisípico inferior). La primera especie conocida en el Midcontinent americano sería *I.? healdi* (ROUNDY) en el Osagense superior (Fig. 6.4). En el Chesteriense, *I.? claviger* (ROUNDY) se reconoce con todos sus elementos bien desarrollados, en concreto el P_1 (Pb para los autores), por lo que CHAUFFE & NICHOLS (1995) proponen que habría evolucionado de *I.? healdi* durante el Osagense tardío o el Merameciense, por el desarrollo de una plataforma asimétrica en el elemento “Pb” (P_1 en este trabajo). *Idioprioniodus conjunctus* (GUNNELL) también habría evolucionado de *I.? healdi* a finales del Chesteriense inferior con la suma del elemento “*lexingtonensis*”. Estos autores consideran que *I.? healdi* e *I. conjunctus* son dos especies distintas. En su argumentación consideran que NORBY (1976), que consideró a *I. conjunctus* dentro de la sinonimia de *I. healdi*, trabajó con materiales chesterienses (Caliza Glen Dean) en los que el elemento lexingtonensiforme se encontraba presente, pero que en materiales más antiguos como los de la Formación Barnett de Texas o el Grupo Sanders (Osagense), este elemento no se hallaba en las colecciones de los diversos autores que los estudiaron, incluidos los del propio CHAUFFE (1983). Por lo tanto, *I.? healdi* e *I.? claviger* tendrían un aparato seximembrado cuya posición P_1 estaría ocupada por un elemento ponderosiforme (“*ponderosa*”) y un elemento geniculado (“*claviger*”), respectivamente (CHAUFFE & NICHOLS, 1995). *I. conjunctus* tendría un aparato septimembrado con un elemento más que los anteriores, *Lonchodina furnishi* s.f. (elemento “*lexingtonensis*”) en posición S_2 (en este trabajo) y el elemento P_1 sería del tipo ponderosiforme. El resto de elementos serían vicariantes de las distintas especies. *I. conjunctus*, según los autores, habría persistido hasta finales del Desmoinesense (Fig. 6.4) perdiendo gradualmente el elemento S_1 (“Sb₃”

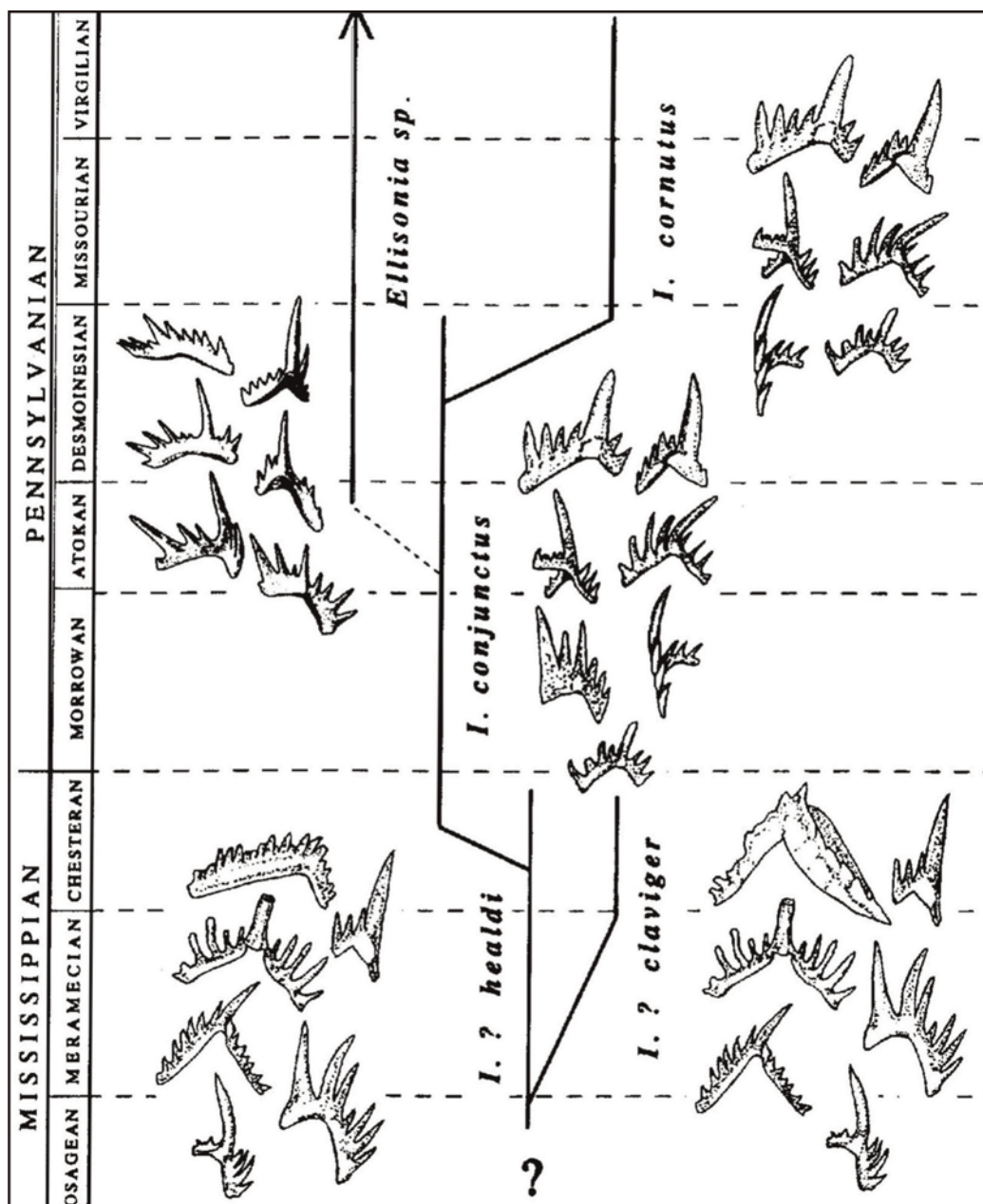


Figura 6.4.- Filogenia de *Idioprioniodus* según CHAUFFE & NICHOLS (1995).

para los autores) o metalonchodínido (“*bidentata*”), evolucionando a *I. cornutus* (STAUFFER & PLUMMER) 1932 [= *I. typus* (GUNNELL)]. Ambas especies habrían coexistido durante el Missouriano. En el Virgiliano las faunas de conodontos apenas registran elementos de *Idioprioniodus*, no registrándose ninguno en el Pérmico. CHAUFFE & NICHOLS (1995) prefieren cuestionar la asignación de las especies multielementales *I. ? healdi* e *I. ? claviger* al género *Idioprioniodus* porque sus aparatos difieren lo suficiente de la especie tipo *I. cornutus* (= *I. typus*), aunque consideran que aunque sea con interrogantes, deben mantenerse dentro del género *Idioprioniodus* señalando así, la relación existente entre las distintas especies de *Idioprioniodus*.

PURNELL & VON BITTER (2002), a partir del estudio de más de 100 asociaciones naturales de *Idioprioniodus* y basándose especialmente en dos de ellas, reconstruyeron en 3 dimensiones el aparato multielemental de *Idio-*

prioniodus, en concreto, el de *I. conjunctus* (por la presencia de los elementos “*lexingtonensis*” y “*ponderosa*”), y asignaron las distintas posiciones de los elementos en el aparato (Figura 6.3). Concluyeron que la arquitectura del aparato de los prioniodínidos es esencialmente la misma que la de los ozarkodínidos, además señalaron que no se observaba una serie de transición simétrica entre los elementos S debido a las distintas orientaciones de los elementos S₁ (“*bidentata*”) y S₂ (“*lexingtonensis*”) respecto de los elementos S₀ (“*subacoda*”) y S_{3/4} (“*typa*”). La única orientación que permanece incierta es la de los elementos digirados en posición P₁ (“*ponderosa*”). Hasta el momento, la reconstrucción de estos autores del aparato de *Idioprioniodus* es la más completa.

La principal controversia existente entre las especies del género *Idioprioniodus*, es como se ha ido mencionando en este apartado la relacionada con la composición de los

aparatos de *I. healdi* e *I. conjunctus*. NORBY (1976), como se ha mencionado anteriormente, consideró que *I. healdi* e *I. conjunctus* eran sinónimos, adscribiendo el material chesteriense estudiado por este autor a *I. healdi*, aunque contenía el elemento “*lexingtonensis*” que, según los trabajos tradicionales del Morrowiense-Virgiliense, debería haber sido asignado a *I. conjunctus*. En cambio para CHAUFFE & NICHOLS (1995), la presencia del elemento “*lexingtonensis*” en materiales chesterienses indicaba precisamente que los ejemplares de NORBY (1976) deberían ser asignados a *I. conjunctus*, ya que según la investigación de estos autores en la caliza Barnett de edad Osagense, *I. healdi* no presentaba un elemento “*lexingtonensis*” en su aparato. METCALFE (1981) en las Craven Lowlands de Inglaterra, registra elementos de tipo “*lexingtonensis*” (*Lonchodina furnishi* s.f. según el autor) en materiales del Chadiense (Viseense inferior) que se correlaciona parcialmente con el Osagense. Asimismo, NEMYROVSKA *et al.* (2006) también registran elementos lexingtonensiformes (= *Lonchodina furnishi* s.f.) en la parte superior de la Fm El Hariga (Viseense inferior según la autora) y en la Fm Mazzer (Viseense superior) en el Valle de Saoura (Cuenca de Béchar, Argelia). Estos autores incluyen el elemento “*lexingtonensis*” dentro de la especie *I. healdi* en lugar de *I. conjunctus*, aunque también registran *I. conjunctus* en la parte superior de la Fm El Hariga, pero no indican su composición multielemental ni ilustran ningún elemento de su aparato. El problema existente radica en que la Fm Mazzer es de edad Viseense superior como indican NEMYROVSKA *et al.* (2006) y como corroboran CÓZAR *et al.* (2015b) quienes asignaron mediante foraminíferos una edad Viseense superior (Asbiense inferior) para parte de la Fm El Hariga y la Fm Mazzer. Con los datos de NEMYROVSKA *et al.* (2006) el Viseense medio se encontraría supuestamente ausente. Tanto en el caso de METCALFE (1981) y el de NEMYROVSKA *et al.* (2006), el registro del elemento “*lexingtonensis*” desde el Viseense inferior y, especialmente en el caso de METCALFE (1981) donde se reconoce desde el Chadiense de Inglaterra, podría indicar que este elemento se encontrase formando parte del aparato de *Idioproniodus* desde la parte inferior del Viseense inferior en Europa Occidental y Norte de África, correlacionable con la parte superior del Osagense. Esto implicaría que habría que realizar una nueva revisión de la composición de los aparatos de las especies multielementales de *I. healdi* e *I. conjunctus*, y considerar si, como menciona NORBY (1976) son la misma especie y deberían ser consideradas en sinonimia. Lamentablemente, en la presente Tesis Doctoral no se dispone de material suficiente para discernir este aspecto. Además, las asociaciones de *Idioproniodus* que se registran en Marruecos pertenecen a materiales más modernos que el Viseense inferior u Osagense. Debido a esta situación, la asignación específica de los especímenes de *Idioproniodus* obtenidos en el transcurso de este trabajo se ha basado en las investigaciones de CHAUFFE & NICHOLS (1995) y de PURNELL & VON BITTER (2002), por ser la primera la revisión más reciente concerniente a este género multielemental y la segunda por basarse en asociaciones naturales donde se registra el elemento “*lexingtonensis*” y donde los aparatos reconstruidos fueron adscritos a la es-

pecie multielemental *I. conjunctus*. En función de lo anterior, se considera que este género está compuesto por las especies *Idioproniodus healdi* (ROUNDY), *Idioproniodus claviger* (ROUNDY), *Idioproniodus conjunctus* (GUNNELL) e *Idioproniodus cornutus* (STAUFFER & PLUMMER) pero, a diferencia de CHAUFFE & NICHOLS (1995), se adscriben las especies *I. healdi* e *I. claviger* al género *Idioproniodus* (GUNNELL). No obstante, cabe señalar nuevamente que serían necesarias futuras revisiones para aclarar la situación concerniente a las especies *I. healdi* e *I. conjunctus*.

CHAUFFE & NICHOLS (1995) en su reconstrucción de las distintas especies del género multielemental *Idioproniodus* observaron que los elementos que ocupan las posiciones S, M, P₂ y, en ocasiones P₁ (si el elemento es de tipo ponderosiforme), son compartidos por distintas especies de *Idioproniodus*. Aunque algunos autores incluyen a *I. conjunctus* y todos sus elementos dentro de la sinonimia de *I. healdi* siguiendo a NORBY (1976) (p. ej., DEAN, 1987; SOMERVILLE, 1999; NEMYROVSKA *et al.*, 2006), en el caso de las asociaciones de *Idioproniodus* de Marruecos (i.e. Formación Tizra, región de Adarouch, Meseta Central) se registran dos tipos de elementos P₁, el elemento tipo “*claviger*” (= *Geniculatus claviger* s.f.) y el elemento “*ponderosa*” (= *Lonchodina ponderosa* s.f.) por lo que, aparte de la posible controversia existente entre la composición de *I. healdi* e *I. conjunctus*, en el presente estudio se reconocen por lo menos dos especies multielementales de *Idioproniodus*, *I. claviger* e *I. conjunctus* (en este trabajo, debido a la presencia del elemento “*lexingtonensis*”). Además, siguiendo a CHAUFFE & NICHOLS (1995), los elementos P₂, M y S (menos el elemento S₂) se describen como elementos vicariantes a ambas especies dentro de *Idioproniodus* spp.

Idioproniodus claviger (ROUNDY, 1926)

Elemento P₁ (geniculado o “*claviger*”)

Lámina 1, Figuras 1-5

- *1926 *Polygnathus claviger* ROUNDY, p. 14, Lám. 4, figs. 1a-c, 2a-b.
- 1941c *Bactrognathus inornata* BRANSON & MEHL, p. 100, Lám. 19, figs. 14-15.
- p.1953 *Geniculatus claviger* (ROUNDY); HASS, p. 77, 78, Lám. 15, figs. 10, 12, 14-16, 18-19 [non figs. 11, 13, 17=*I. healdi*, figs. 10, 12 cops. ROUNDY, 1926)].
- ?1957 *Geniculatus claviger* (ROUNDY); BISCHOFF, p. 21, Lám. 1, figs. 2-4 [non figs. 1, 5, 6=*I. healdi*].
- 1961 *Geniculatus claviger* (ROUNDY); HIGGINS, Lám. xi, fig. 11.
- 1962 *Geniculatus claviger* (ROUNDY); HIGGINS, Lám. 1, fig. 6.
- 1968 *Lonchodina?* sp. HIGGINS & BOUCKAERT, p. 44, Lám. 1, fig. 13.
- ?1969 *Geniculatus* sp. RHODES, AUSTIN & DRUCE, p. 92, Lám. 31, fig. 24.
- 1970 *Geniculatus claviger* (ROUNDY); MARKS & WENSINK, p. 257, Lám. 1, fig. 4.
- 1974 *Geniculatus claviger* (ROUNDY); MATTHEWS & THOMAS, Lám. 50, figs. 1, 4.
- 1975 *Geniculatus claviger* (ROUNDY); HIGGINS, pp. 27, 28, Lám. 2, fig. 5.

- ?1980 *Geniculatus claviger* (ROUNDY); METCALFE, p. 302, Lám. 37, figs. 5, 6.
 1981 *Geniculatus claviger* (ROUNDY); METCALFE, Lám. 12, figs. 3-6.
 p.1980 *Idioproniodus paraclaviger* REXROAD; NAMY, Lám. 5, figs. 39-42 [non figs. 37, 38=*I. healdi*].
 1986 *Idioproniodus* cf. *healdi* (ROUNDY); MAPES & REXROAD, T. 2, figs. 17-21
 p.v1987 *Idioproniodus paraclaviger* REXROAD; MERRIL & GRAYSON, pp. 67-72, Lám. 7, figs. 39-42 [non figs. 37-38=*I. healdi*, “ponderosa”cops NAMY (1980)].
 1991 *Geniculatus* cf. *claviger* s.f. (ROUNDY); STONE, p. 49, 50, Lám. 3, fig. 10.
 1993 *Geniculatus claviger* (ROUNDY); PERRET, p. 352, Lám. CII, figs. 13-17.
 1993 *Geniculatus* sp. indet. DAVIES, AUSTIN & MOORE, Lám. 2, fig. 37.
 1995 *Idioproniodus?* *claviger* (ROUNDY); CHAUFFE & NICHOLS, pp. 889-892, Lám. 1, figs. 1, 4, 11, 13-14.
 ?2006 *Lonchodina projecta* (ULRICH & BASSLER); NEMYROVSKA, PERRET-MIROUSE & WEYANT, Lám. 6, fig. 22.
 2009 *Geniculatus* sp. GIBSHMAN, KABANOV, ALEKSEEV, GOREVA & MASHKINA, Lám. 7, fig. 12.
 2009 *Geniculatus* sp. KABANOV, GIBSHMAN, BARSKOV, ALEKSEEV & GOREVA, Lám. 3, fig. 13.

Material <i>Geniculatus claviger</i> s.f.			
Capa	¿Sinestrales?	¿Dextrales?	Fragmentos
TZ2/4-1	9	27	10
Pc2402	4	3	9
TZ2/4-2	22	23	
Pc3864	2	2	
Pc3808	1	5	6
Pc3848	1	1	
Pc2770			1
Pc2776			1

Denominación morfotaxonomica: *Geniculatus claviger* (ROUNDY, 1926).

Descripción

Elemento ramiforme digirado extensiforme que consta de dos procesos “laterales” separados entre sí unos 120°. La cúspide se localiza en la zona donde confluyen ambos procesos. En vista “oral”, toda la superficie de la unidad se encuentra recubierta por denticulos.

Debido a que la unidad se encuentra “retorcida” en su zona apical, los procesos laterales se disponen en distintos planos, uno girado respecto del otro, en vista “interna”. De esta forma, el que se podría denominar proceso “anterolateral” se une a la cúspide y cavidad basal en la parte “posterior” de esta unidad, mientras que el otro proceso “lateral”, lo hace en la parte “anterior”. Debido a esta curvatura de la unidad y de los procesos, se puede observar en vista “interna” la parte aboral del proceso “lateral”. Este proceso también se refleja en una cavidad basal globosa y amplia que se

encuentra retorcida y con una proyección “posterior” y “lateral” en el lado “interno” de la unidad.

Los procesos “laterales” en elementos juveniles son estructuras en forma de barra, alargadas y delicadas, que en adultos, especialmente gerontes, por acreción de capas de apatito, sufren un engrosamiento notable, especialmente en la parte basal de los procesos, creciendo “anteroposteriormente”, y llegando a tener forma de plataforma. En la zona central de la parte de barra de los procesos se observa una zona deprimida amplia, de desarrollo longitudinal, extendiéndose desde los márgenes laterales de la cavidad basal globosa, hasta el extremo de ambos procesos.

Los denticulos de los procesos son discretos en las formas juveniles, mientras que en adultos y especialmente en gerontes, suelen encontrarse fusionados en gran parte de su longitud, exceptuando por lo general, en sus ápices. Son triangulares, de sección subovalada y se inclinan progresivamente hacia la cúspide y “posteriormente” desde el extremo distal de los procesos. El proceso “lateral interno” (posición de este proceso respecto al eje “anteroposterior” o rostrocaudal en la región cefálica del animal conodonto), cuenta con hasta 10 denticulos y el “lateral externo” con hasta 12 en formas adultas. Los denticulos de mayor tamaño se sitúan en la parte media de los procesos, aunque de forma general aumentan su tamaño hacia la cúspide.

La cúspide es triangular, masiva, de sección subovalada. Se inclina “posteriormente” y se encuentra girada hacia su margen “lateral externo”. Suele ser el doble de tamaño que los denticulos de mayor tamaño de ambos procesos, aunque es más triangular, y menos alargada que la cúspide de otros elementos del aparato de *Idioproniodus*.

La cúspide se continúa en una cavidad basal globosa, amplia y sinuosa que, como se ha mencionado anteriormente, se proyecta hacia la parte “posterior” y se encuentra girada o “retorcida” hacia su parte “lateral externa” (respecto al eje rostrocaudal del conodonto). Presenta también una proyección hacia la parte “anterior” que se gira, a su vez, hacia la parte “lateral interna”. La cavidad basal es profunda, continuándose en un surco también profundo por ambos procesos, observándose paralelamente a éste dos zonas engrosadas, rugosas y “labiadas” que pueden observarse tanto en vista “aboral” como “lateral interna”.

Discusión

En la literatura se observa que, por lo general, estos elementos suelen encontrarse fragmentados, recuperándose procesos y estructura de cavidad basal-cúspide por separado. Aunque en el material de Marruecos también es común encontrar fragmentos, la conservación de los elementos es excepcional, especialmente los recuperados de las facies laterales de montículos (TZ2/4-1,

Pc2402, TZ2/4-2, Pc3808 y Pc3848) donde se han obtenido un gran número de ejemplares enteros o casi enteros y registrar la evolución ontogenética de este elemento, desde estadios juveniles a gerontes. PURNELL & VON BITTER (2002) no pudieron determinar la orientación biológica correcta de los elementos P_1 (en su caso de elemento “*ponderosa*” dentro del aparato conodontal de *Idioproniodus*). Debido a esto, para su descripción se sigue la inferida para los elementos “*lexingtonensis*” (en posición S_2) cuya orientación biológica en el aparato es conocida. Se sigue el mismo procedimiento para el otro tipo de elemento P_1 recuperado, denominado como “*ponderosa*”.

Idioproniodus conjunctus (GUNNELL, 1931)

Elemento S_2 (“*lexingtonensis*”)

Lámina 1, Figuras 6-8

- 1926 *Prioniodus healdi* ROUNDY, p. 10, Lám. 4, figs. 5a, b.
 *1931 *Prioniodus lexingtonensis* GUNNELL, p. 246. Lám. 29, fig. 4.
 1941 *Ligonodina lexingtonensis* (GUNNELL); ELLISON, p. 115, Lám. 20, figs. 13-15.
 1958 *Lonchodina furnishi* n. sp. REXROAD, p. 22, Lám. 4, figs. 11-13.
 1961 *Lonchodina furnishi* REXROAD; HIGGINS, Lám. xi, fig. 8.
 non 1962 *Lonchodina furnishi*? REXROAD; HIGGINS, Lám. 1, fig. 4.
 1968 *Lonchodina clarki* (GUNNELL); HIGGINS & BOUCKAERT, p. 43, Lám. 2, fig. 1.
 1969 *Lonchodina furnishi* REXROAD; RHODES, AUSTIN & DRUCE, pp. 141, 142, Lám. 24, figs. 20a-23c.
 1970 *Lonchodina furnishi* REXROAD; MARKS & WENSINK, p. 266, Lám. 1, fig. 5.
 1971 *Lonchodina furnishi* REXROAD; COLLINSON, REXROAD & THOMPSON, fig. 8.
 1972 *Ligonodina lexingtonensis* (GUNNELL); VON BITTER, p. 76, Lám. 12, figs. 2a-b.
 1973 *Idioproniodus lexingtonensis* (GUNNELL); BAESEMANN, p. 704, Lám. 3, figs. 3, 8 (elemento B_2).
 1973 *Lonchodina furnishi* REXROAD; AUSTIN & ALDRIDGE, Lám. 1, fig. 9.
 1975 *Ligonodina lexingtonensis* (GUNNELL); HIGGINS, p. 58, Lám. 6, figs. 9, 10.
 1975 *Lonchodina furnishi* REXROAD; HIGGINS, p. 60, Lám. 2, fig. 6.
 1976 *Idioproniodus healdi* (ROUNDY); NORBY, p. 134, Lám. 9, figs. 2, 5, 10 (elemento B_{2a}).
 1981 *Lonchodina furnishi* REXROAD; METCALFE, pl. 16, figs. 1, 8.
 1982 *Idioproniodus conjunctus* (GUNNELL); HIGGINS & WAGNER-GENTIS, p. 333 (elemento B_2).
 1985 *Idioproniodus* cf. *conjunctus* (GUNNELL); REXROAD & MERRILL, Lám. 3, fig. 17.
 1985 *Lonchodina furnishi* REXROAD; HUSRI & AUSTIN, Lám. 1, fig. 21.
 1987 *Idioproniodus healdi* (ROUNDY); DEAN, pp. 28-29, Lám. 1, fig. 5 (elemento S_{ba}).
 1988 *Idioproniodus*, elemento S_b , SWEET, p. 83, fig. 15.31 [fila superior, 2^{da} figura por la derecha].
 1991 *Idioproniodus* cf. *healdi* (ROUNDY); STONE, pp. 40-42, Lám. 5, fig. 5 (elemento S_{b1}).
 1993 *Lonchodina furnishi* HASS; DAVIES, AUSTIN & MOORE,

Lám. 2, fig. 27 (elemento S).

- 1993 *Idioproniodus conjunctus* (GUNNELL); REXROAD, figs. 4.3, 4.6 (elemento S_{c3}).
 1994 *Idioproniodus healdi* (ROUNDY); VARKER, p. 309, Lám. 2, fig. 5 (elemento S_{ba}).
 1996 Elementos de *Idioproniodus*; RODRÍGUEZ CAÑERO & GUERRA-MERCHÁN, Lám. II figs. 13, 14.
 1999 *Idioproniodus healdi* (GUNNELL); SOMERVILLE, pp. 182-182, Lám. 5, fig. 10 (elemento S_{b2}).
 1999 *Idioproniodus healdi* (GUNNELL); SOMERVILLE & SOMERVILLE, Lám. 1, fig. 17.
 2005 *Idioproniodus healdi* (ROUNDY); MEDINA-VAREA, SARMIENTO, RODRÍGUEZ & CÓZAR, pp. 25-27, Lám. 1, fig. 1.
 2006 *Idioproniodus healdi* (ROUNDY); NEMYROVSKA, PERRET-MIROUSE & WEYANT, Lám. 5, figs. 12, 15, 19, 20 (elemento P_b).

Material <i>Ligonodina lexingtonensis</i> s.f.			
Capa	Sinestrales	Dextrales	Fragmentos
TZ2/4-1	26	15	
Pc2402	12	8	
TZ2/4-2	18	24	6
Pc3864		2	1
Pc3808	1	2	
Pc3848		1	

Denominación morfotaxonómica: *Ligonodina lexingtonensis* (GUNNELL, 1931).

Descripción

Elemento ramiforme digirado de tipo extensiforme formado por dos procesos laterales y una cúspide y cavidad basal en la zona de unión de los dos procesos. En vista “interior” el proceso “lateral interno” (posición del proceso respecto al eje dorsoventral del conodonto) es más largo que el proceso “lateral externo”, constando de hasta 6 denticulos el primero y de hasta 5 denticulos el segundo (aunque en la mayoría de los casos se encuentra fragmentado). Los denticulos son lanceolados, de sección subredondeada a pseudovalada, discretos en gran parte de su longitud, pudiendo fusionarse el denticulo posterior del proceso “lateral interno” con la cúspide en formas adultas. En ambos procesos, se inclinan “posteriormente” y se reclinan, de forma gradual, desde los extremos de los procesos hacia la cúspide, desplegándose como en abanico. Los denticulos del proceso “lateral interno” son de mayor tamaño que los del proceso “lateral externo”. Los denticulos de mayor tamaño se encuentran en la parte media de los procesos. Las barras de ambos procesos se encuentran comprimidas “anteroposteriormente”, presentando la del proceso “lateral interno” un surco que se extiende desde los márgenes laterales de la cavidad basal hasta el extremo distal del proceso. Este mismo surco puede estar desarrollado en el proceso “lateral externo”, fundamentalmente en su parte “proximal” (respecto de la cúspide) pudiendo desaparecer

hacia mitad de la barra, la cual se vuelve plana. Los procesos forman un ángulo de 90-110° entre sí.

La cúspide es alargada, de forma lanceolada, con márgenes aquillados debido a dos surcos laterales desarrollados en su parte basal a media y dobla en tamaño los denticulos del proceso “lateral interno”. Se caracteriza porque en su parte basal es cóncava enderezándose inmediatamente, para girarse lateralmente de forma que su parte “posterior” mira hacia el proceso “lateral interno”. Este “retorcimiento” o flexión sigmoidal de la cúspide es característico de este tipo de elemento.

La cúspide se continúa en su parte basal en una cavidad basal subsimétrica, globosa y amplia, que se encuentra proyectada tanto “interna” como “externamente”, y está situada de forma oblicua respecto al plano vertical formado por los procesos en vista “interna”. La forma sigmoidal de la cavidad basal es un carácter característico de este tipo de elementos. En vista “aboral”, la cavidad basal se prolonga como un surco por el margen basal de ambos procesos hasta los extremos distales de cada uno de ellos.

Discusión

Las características que diferencian este elemento de *Lonchodina paraclaviger* s.f. (“*ponderosa*”) y *Geniculatus claviger* s.f. (“*claviger*”) son fundamentalmente: (i) forma de la cavidad basal, siendo su proyección simétrica (igualmente desarrollada tanto “interna” como “externamente”) en el elemento “*lexingtonensis*”, mientras que en los otros dos elementos, se proyecta fundamentalmente hacia el lado “interno” del elemento; (ii) la cavidad basal se encuentra “retorcida” en el elemento “*lexingtonensis*” confiriéndole un aspecto sigmoidal (VON BITTER, 2007, com. pers.), (iii) la cúspide se encuentra retorcida en “*lexingtonensis*” de forma muy marcada, por lo que se inclina posteriormente y su lado “interno” mira hacia el proceso “anterolateral”, además de ser mayor en tamaño y lanceolada respecto a los otros dos elementos y (iv) la morfología y posición de los procesos, ya que aunque se encuentren en un mismo plano como en el caso de “*ponderosa*”, la forma y tamaño de los procesos es distinta, y en “*claviger*” los procesos se encuentran flexionados de forma que en vista “interna” se encuentran en distintos planos.

Idioprioniodus spp.

Elementos vicariantes de *I. healdi* (ROUNDY, 1926) e *I. conjunctus* (GUNNELL, 1933)

Elemento P₁ (“*ponderosa*”)

Lámina 1, Figura 9

p.1926 *Prioniodus* sp. D ROUNDY, p. 11, Lám. 4, figs. 13a-b [non fig. 12 = elemento M].

*1941 *Lonchodina? ponderosa* ELLISON, p. 116, Lám. 20, fig. 37-39.

p.1953 *Geniculatus claviger* (ROUNDY); HASS, p. 77, 78, Lám.

15, figs. 11, 13, ?17 [non figs. 10, 12, 14-16, 18, 19=*I. claviger*; figs. 11, 17, cop. ROUNDY (1926)].

?1957 *Geniculatus claviger* BISCHOFF, Lám. 1, figs. 1, 5-6 [non figs. 2-4=*I. claviger*].

1958 *Lonchodina paraclaviger* REXROAD, p. 22, Lám. 4, figs. 7-10.

1962 *Lonchodina furnishi?* REXROAD; HIGGINS, Lám. 1, fig. 4.

1969 *Lonchodina paraclaviger* REXROAD; RHODES, AUSTIN & DRUCE, pp. 143, 144, Lám. 24, figs. 15a, b, 18a, b.

1971 *Lonchodina paraclaviger* REXROAD; COLLINSON, REXROAD & THOMPSON, Fig. 8.

1972 *Lonchodina? ponderosa* ELLISON; VON BITTER, p. 79, Lám. 12, figs. 5a-c.

1973 *Idioprioniodus lexingtonensis* (GUNNELL); BAESEMAN, p. 704, Lám. 3, figs. 4, 5 (elemento B_{3b}).

1975 *Lonchodina paraclaviger* REXROAD; HIGGINS, p. 60, Lám. 2, fig. 9.

1975 *Lonchodina ponderosa* ELLISON; HIGGINS, pp. 60, 61, Lám. 2, fig. 11.

1975 *Lonchodina paraclaviger* (REXROAD); NICOLL & REXROAD, p. 25, Lám. 3, figs. 16, 17.

1976 *Idioprioniodus healdi* (ROUNDY); NORBY, p. 137, Lám. 9, figs. 3, 8 (elemento B_{2c}).

p.1980 *Idioprioniodus paraclaviger* (REXROAD); NAMY, Lám. 5, figs. 37-38 [non figs. 32-36, 39-40=*I. claviger*].

1980 *Lonchodina ponderosa* ELLISON, METCALFE, p. 307, Lám. 37, figs. 18, 19.

1982 *Idioprioniodus conjunctus* (GUNNELL); HIGGINS & WAGNER-GENTIS, p. 333, Lám. 34, fig. 29 (elemento B_{3b}).

1985 *Idioprioniodus cf. conjunctus* (GUNNELL); REXROAD & MERRILL, Lám. 4, fig. 17.

?1986 *Idioprioniodus cf. healdi* (ROUNDY); MAPES & REXROAD, Lám. 2, fig. 18 (elemento lonchodiniforme).

1987 *Idioprioniodus healdi* (ROUNDY); DEAN, pp. 30-31, Lám. 1, fig. 4 (elemento S_{by}).

1987 *Idioprioniodus conjunctus* (GUNNELL); MERRILL, GRAYSON & MOSLEY, pp. 23-45, Lám. 2, figs. 2, 3, 5.

v1987 *Idioprioniodus paraclaviger* MERRILL & GRAYSON, pp. 67-72, Lám. 7, figs. 37-38 [non figs. 39-42 *I. claviger*, cops. NAMY 1980].

v1987 *Idioprioniodus cf. conjunctus* (GUNNELL); MERRILL & GRAYSON, pp. 67-72, Lám. 6, figs. 18, 22.

1991 *Idioprioniodus cf. healdi* (ROUNDY); STONE, pp. 40-42, Lám. 5, fig. 8 (elemento S_{b2}).

?1991 *Idioprioniodus conjunctus* (GUNNELL); BROWN, REXROAD, EGGERT & HOROWITZ, fig. 7.23, 7.24.

1993 *Idioprioniodus conjunctus* (GUNNELL); REXROAD, fig. 4.4, 4.13, 4.14 (elementos S_{b2}, S_{b3} y P_{b?}, respectivamente).

1995 *Idioprioniodus? healdi* (ROUNDY); CHAUFFE & NICHOLS, p. 889-892, Lám. 1, figs. 2, 3 (elemento ?Pa).

?1996 *Idioprioniodus conjunctus* (GUNNELL); KRUMHARDT, HARRIS & WATTS, p. 45, Lám. 5, figs. 14, 15 (elemento S_b).

1998 *Idioprioniodus healdi* (ROUNDY); BELKA & LEHMAN, Lám. 5, fig. 10 (elemento "Pb").

1999 *Idioprioniodus healdi* (ROUNDY); SOMERVILLE, p. 179, Lám. 5, figs. 1-3.

1999 *Idioprioniodus healdi* (ROUNDY); SOMERVILLE & SOMERVILLE, Lám. 1, fig. 13.

2009 *Idioprioniodus* sp. GIBSHMAN, KABANOV, ALEKSEEV, GOREVA & MOSHKINA, Lám. 9, fig. 11.

2009 *Idioprioniodus* sp. KABANOV, GIBSHMAN, BARSKOV, ALEKSEEV & GOREVA, Lám. 3, fig. 4.

Denominación morfotaxonómica: *Lonchodina ponderosa* ELLISON, 1941.

Material <i>Lonchodina ponderosa</i> f.	
Capa	¿Sinestrales?
Pc2402	1
ID1/5-3	1

Descripción

Elemento ramiforme digirado de tipo extensiforme. Ambos procesos laterales se encuentran en el mismo plano. El único ejemplar recuperado se encuentra fragmentado pero sólo le falta una pequeña parte del proceso “lateral interno” por lo que sus características principales son reconocibles.

En vista “interna”, la barra de ambos procesos está engrosada en sentido “anteroposterior”, especialmente en su parte media, volviéndose plana (comprimida “anteroposteriormente” en el extremo posterior del proceso “lateral externo”. La barra del proceso “lateral interno” presenta un surco longitudinal amplio que se extiende desde los márgenes de la cavidad basal hacia el extremo distal del proceso. Los denticulos se desarrollan desde los extremos distales de ambos procesos hasta la cúspide y están fusionados en gran parte de su longitud, especialmente aquellos más cercanos a la cúspide. Los denticulos de ambos procesos son triangulares a subredondeados, de sección subredondeada a pseudovalada. En el proceso “lateral interno” sólo se contabilizan 6 denticulos, por estar fragmentado, mientras que en el otro proceso “lateral”, se observan hasta 8. El engrosamiento de la barra, la fusión de los denticulos, así como los recrecimientos indicarían un periodo prolongado de acreción de capas de apatito, por lo que se trataría de un espécimen adulto o muy probablemente geronte.

La cúspide se encuentra fragmentada pero es similar a la del elemento P₁ de *I. claviger*. Es masiva, de aspecto triangular, sección pseudovalada por aquillamiento de sus márgenes y de mayor tamaño que los denticulos. Se inclina “posteriormente” y se encuentra ligeramente girada hacia su lado “interno”. Se prolonga en una cavidad basal globosa, que se proyecta “internamente”. En vista “aboral”, la cavidad basal se continúa en forma de surco en ambos procesos.

Discusión

Se diferencia de *I. claviger* en que la estructura en general no se encuentra “retorcida”, estando los dos procesos en el mismo plano. Además, el tamaño de los procesos es menor que en *I. claviger*.

Aunque el elemento “*ponderosa*” se puede asemejar al elemento S₂ “*lexingtonensis*”, se diferencian en que la cavidad basal de “*ponderosa*” se proyecta sustancialmente hacia la parte “interna” del elemento, mientras que en “*lexingtonensis*” se proyecta tanto “interna”

como “externamente” y de forma oblicua al plano vertical establecido por los procesos en vista “interna”. La barra de los procesos del elemento “*lexingtonensis*”, aunque en forma adultas se encuentre engrosada, suele estar comprimida “anteroposteriormente”, mientras que en “*ponderosa*”, en las formas adultas puede producirse un engrosamiento en esta dirección dándole una cierta morfología de plataforma aunque no tan desarrollada como en *I. claviger*. Ambos elementos también se diferencian en sus cúspides, más alargada y lanceolada en “*lexingtonensis*”, y más corta y triangular en “*ponderosa*”. Una característica fundamental de la cúspide de “*lexingtonensis*” es que aunque en su parte basal se orienta “posterolateralmente”, a lo largo de su desarrollo está girada hacia el proceso “anterolateral”. La forma de los procesos y el número de denticulos también sirven para diferenciarlos.

Idioprioniodus spp.

Elementos vicariantes de *I. claviger* (ROUNDY, 1926), *I. conjunctus* (GUNNELL, 1931) e *I. healdi* (ROUNDY, 1926)

Elemento P₂ (“*clarki*”)

Lámina 1, Figuras 10-12

- *1931 *Prioniodus clarki* GUNNELL, p. 247, Lám. 29, fig. 8.
- 1941 *Lonchodina clarki* (GUNNELL), ELLISON, p. 116, Lám. 20, figs. 21, 27, 30, 31.
- 1952 *Duboisella typica* RHODES, pp. 896-898, Lám. 128 (marcado como “1”, elemento *Lonchodina*).
- 1953 *Lonchodina paraclarki* n. sp. HASS, p. 83, Lám. 16, figs. 15, 16.
- 1957 *Lonchodina* cf. *projecta* ULRICH & BASSLER; BISCHOFF, p. 34, Lám. 1, fig. 20.
- non1958 *Lonchodina* cf. *paraclarki* HASS; REXROAD, p. 22, Lám. 4, figs. 4, 5.
- 1961 *Lonchodina* cf. *projecta* ULRICH & BASSLER; HIGGINS, Lám. xi, fig. 10.
- non1968 *Lonchodina clarki* (GUNNELL); HIGGINS & BOUCKAERT, p. 43, Lám. 2, fig. 1.
- 1968 *Lonchodina bischoffi* HIGGINS & BOUCKAERT, p. 43.
- 1969 *Lonchodina paraclarki* HASS; RHODES, AUSTIN & DRUCE, p. 143, Lám. 24, figs. 16a, b.
- 1969 *Lonchodina bolbosa* COLLINSON & DRUCE (nom. nud.); RHODES, AUSTIN & DRUCE, p. 140, Lám. 24, figs. 12-14.
- 1971 *Lonchodina paraclarki* HASS; COLLINSON, REXROAD & THOMPSON, Fig. 8.
- 1972 *Neoprioniodus conjunctus* (GUNNELL); VON BITTER, p. 69, Lám. 12, fig. 4a-c (elemento P₁).
- 1973 *Idioprioniodus lexingtonensis* (GUNNELL) BAESEMAN, p. 704, Lám. 3, fig. 2 (elemento B_{1b}).
- 1975 *Lonchodina bischoffi* HIGGINS & BOUCKAERT; HIGGINS, pp. 59, 60, Lám. 2, figs. 1-4, 8.
- 1975 *Idioprioniodus paraclaviger* (REXROAD); NICOLL & REXROAD, p. 23, Lám. 3, figs. 8-11 (elemento “*clarki*”).
- 1976 *Idioprioniodus healdi* (ROUNDY); NORBY, p. 134, Lám. 9, figs. 2, 5, 10 (elemento B_{2b}).
- 1980 *Lonchodina bischoffi* HIGGINS & BOUCKAERT; METCALFE, Lám. 37, figs. 13, 14 (elemento “*typica*”).

- 1981 *Lonchodina bischoffi* HIGGINS & BOUCKAERT; METCALFE, Lám. 16, figs. 2a, b.
- 1981 *Idioprioniodus* sp. aff. *I. healdi* (ROUNDY); REXROAD, p. 11, Lám. 2, fig. 7 (elemento Sb).
- 1982 *Idioprioniodus conjunctus* (GUNNELL); HIGGINS & WAGNER-GENTIS, pp. 332, 333, Lám. 34, fig. 23 (elemento B_{1b}).
- 1985 *Idioprioniodus* cf. *conjunctus* (GUNNELL); REXROAD & MERRILL, Lám. 3, fig. 16.
- 1987 *Idioprioniodus healdi* (ROUNDY); DEAN, p. 230, Lám. 1, fig. 6 (elemento Sbβ).
- 1987 ?*Lonchodina* sp. ARMSTRONG & PURNELL, Lám. 2, fig. 16.
- 1987 *Idioprioniodus conjunctus* (GUNNELL); MERRILL, GRAYSON & MOSLEY, pp. 23-45, Lám. 2, fig. 4.
- v1987 *Idioprioniodus* cf. *conjunctus* (GUNNELL); MERRILL & GRAYSON, pp. 67-72, Lám. 5, fig. 8.
- 1988 *Idioprioniodus*, elemento Pb, SWEET, p. 83, Fig. 5.31 [fila superior, 2° elemento por la izquierda].
- 1991 *Idioprioniodus conjunctus* (GUNNELL); BROWN, REXROAD, EGGERT & HOROWITZ, fig. 7. 25.
- 1993 *Idioprioniodus conjunctus* (GUNNELL); REXROAD, fig. 4, figs. 5 (elemento S_{B1}).
- 1994 *Idioprioniodus healdi* (ROUNDY); VARKER, p. 309, Lám. 2, fig. 7 (elemento Sbβ).
- 1995 Vicarious Elements of *Idioprioniodus*? *claviger* and *Idioprioniodus*? *healdi* (ROUNDY) from the Chesterian; CHAUFFE & NICHOLS, Lám. 1, figs. 5-10, 12
- 1996 *Idioprioniodus conjunctus* (GUNNELL); KRUMHARDT, HARRIS & WATTS, p. 45, Lám. 5, fig. 11 (elemento Pb).
- 1999 *Idioprioniodus healdi* (ROUNDY); SOMERVILLE, p. 180, Lám. 5, figs. 4, 7 (elemento Pb).
- 2004 *Idioprioniodus healdi* (ROUNDY); BERMÚDEZ-ROCHAS, SARMIENTO & RODRÍGUEZ, pp. 29-31, Lám. 1, fig. 9 (elemento Sa).

Material <i>Lonchodina clarki</i> s.f.		
Capa	Sinestrales	Dextrales
TZ2/4-1	20	9
Pc2402	6	5
TZ2/4-2	11	13
Pc3864	2	3
Pc3808	2	2
Pc3848		2

Denominación morfotaxonómica: *Lonchodina clarki* (GUNNELL, 1931).

Descripción

Elemento ramiforme digirado breviforme con un proceso lateral y un proceso “anterior” y una cúspide alargada inclinada “posteriormente” en posición central. En vista “externa” los procesos forman un ángulo de aproximadamente 90° entre sí.

El proceso “lateral interno” está fragmentado en la mayoría de los ejemplares, distinguiéndose por su inserción en la parte central de la unidad o por una parte del proceso

con hasta 3 denticulos. En vista “interna” el proceso “lateral externo” es alargado con su barra comprimida “anteroposteriormente” y con una depresión en su parte inferior, más marcada en adultos. La barra puede ser recta a ligeramente sinuosa en vista “interna”, dibujando una ligera convexidad en su parte media. Los denticulos del proceso “lateral externo” pueden ser hasta 9 o 10 en número, inclinados de forma progresiva “posteriormente” y reclinados también de forma progresiva, desde el extremo del proceso hacia la cúspide, desplegándose en forma de abanico. Los denticulos son alargados, discretos, triangulares hacia su base y redondeados hacia el ápice, de sección pseudovalada. Aquellos más cercanos a la cúspide pueden llegar a presentar dos surcos laterales que les dan una morfología aquillada, más marcada en adultos.

La cúspide es alargada, está bien desarrollada, y dobla en longitud a los denticulos de mayor tamaño del proceso “lateral externo”. Es lanceolada en su base redondeándose hacia el ápice y su sección es pseudovalada. En vista “posterior” es cóncava en la porción basal, casi plana en la parte media y ligeramente convexa hacia el ápice. Además de estar inclinada “posteriormente” se encuentra girada desde su parte media hacia el ápice, estando dirigida su parte “posterior” hacia el proceso “lateral externo”. Los márgenes laterales, especialmente en la zona basal, se encuentran aquillados, y al estar girada la cúspide, esta parte aquillada se encuentra en posición “posterior”.

La cúspide se prolonga en una cavidad basal que es característica de los elementos de *Idioprioniodus*. Es globosa, amplia, asimétrica, proyectándose marcadamente hacia la parte “interna” del elemento. Se prolonga como un surco en el margen basal de los procesos en vista “aboral”.

Elemento M (“*conjunctus*”)

Lámina 1, Figuras 13-15

- ?1926 *Prioniodus* sp. B ROUNDY, p. 11, Lám. 4, fig. 9.
- p.1926 *Prioniodus* sp. D ROUNDY, fig. 12 [*non* fig. 13a, b = elemento P₁ *I. healdi*].
- *1931 *Prioniodus conjunctus* GUNNELL, p. 247, Lám. 29, fig. 7.
- 1952 *Duboisella typica* RHODES, pp. 897, 898, Lám. 128, (marcado como “b”, elemento *Prioniodus*).
- 1953 *Prioniodus inclinatus* HASS, p. 87, Lám. 16, figs. 10-14 [fig. 12 cop. ROUNDY (1926)].
- 1957 *Prioniodina bulbosa* (ELLISON); BISCHOFF, p. 46, Lám. 5, fig. 37.
- 1960 *Neoprioniodus brevis* CLARKE, pp. 13, 14, Lám. 2, fig. 7.
- 1961 *Neoprioniodus inclinatus* (HASS); HIGGINS, p. 220, Lám. Xi, fig. 3.
- 1962 *Neoprioniodus conjunctus* (GUNNELL); HIGGINS, p. 10, Lám. 1, fig. 2.
- 1969 *Euprioniodina* sp. nov. A RHODES, AUSTIN & DRUCE, pp. 91, 92, Lám. 22, figs. 13a, b.
- 1969 *Neoprioniodus conjunctus* (GUNNELL); RHODES, AUSTIN & DRUCE, pp. 159, 160, Lám. 21, figs. 16a-17b, 20a, b.
- 1972 *Neoprioniodus conjunctus* (GUNNELL); VON BITTER, p. 69, Lám. 9, figs. 6a, b (elemento Ne).
- 1973 *Idioprioniodus lexingtonensis* (GUNNELL); BAESEMANN, p. 703, Lám. 3, fig. 7 (elemento N).

- 1975 *Neoprioniodus conjunctus* (GUNNELL); HIGGINS, pp. 66, 67, Lám. 3, fig. 7.
- 1975 *Idioprioniodus paraclaviger* (REXROAD); NICOLL & REXROAD, p. 24, Lám. 3, figs. 1-3 (elemento “conjunctus”).
- 1976 *Idioprioniodus healdi* (ROUNDY); NORBY, p. 139, Lám. 9, figs. 4, 7, 9, 12, 25a, b (elemento N₁).
- 1981 *Neoprioniodus conjunctus* (GUNNELL); METCALFE, Lám. 18, figs. 7, 9.
- ?1981 *Synprioniodina spathata* sp. nov. METCALFE, pp. 43, 45, Lám. 19, figs. 10 a, b.
- 1981 *Idioprioniodus* sp. aff. *I. healdi* (ROUNDY); REXROAD, p. 11, Lám. 2, fig. 8 (elemento M).
- 1982 *Idioprioniodus conjunctus* (GUNNELL); HIGGINS & WAGNER-GENTIS, p. 332, Lám. 34, fig. 21 (elemento N₁).
- 1985 *Idioprioniodus* cf. *conjunctus* (GUNNELL); REXROAD & MERRILL, Lám. 4, fig. 18.
- 1986 *Idioprioniodus* cf. *healdi* (ROUNDY); MAPES & REXROAD, Lám. 2, figs. 17, 19.
- 1987 *Idioprioniodus healdi* (ROUNDY); DEAN, pp. 26-27, Lám. 1, fig. 2 (elemento M).
- 1987 *Idioprioniodus conjunctus* (GUNNELL); MERRILL, GRAYSON & MOSLEY, pp. 23-45, Lám. 2, fig. 6.
- v1987 *Idioprioniodus* cf. *conjunctus* (GUNNELL); MERRILL & GRAYSON, pp. 67-72, Lám. 5, fig. 9, Lám. 6, figs. 13, 15.
- 1988 *Idioprioniodus*, elemento M SWEET, p. 83, fig. 5.31 [fila superior, 3° elemento por la izquierda].
- 1991 *Idioprioniodus conjunctus* (GUNNELL); BROWN, REXROAD, EGGERT & HOROWITZ, fig. 7.26.
- 1993 *Idioprioniodus conjunctus* (GUNNELL); REXROAD, fig. 4, figs. 1, 2 (elementos M1 y M2 respectivamente).
- 1995 Vicarious Elements of *Idioprioniodus*? *claviger* and *Idioprioniodus*? *healdi* (ROUNDY) from the Chesterian; CHAUFFE & NICHOLS, Lám. 1, fig. 5.
- 1996 *Idioprioniodus conjunctus* (GUNNELL); KRUMHARDT, HARRIS & WATTS, p. 45, Lám. 5, fig. 16 (elemento M).
- 1999 *Idioprioniodus healdi* (ROUNDY); SOMERVILLE, p. 181, Lám. 5, fig. 5 (elemento M).
- 1999 *Idioprioniodus healdi* (ROUNDY); SOMERVILLE & SOMERVILLE, Lám. 1, fig. 14.
- 2005 *Idioprioniodus* spp. MEDINA-VAREA, SARMIENTO, RODRÍGUEZ & CÓZAR, p. 27, Lám. 1, fig. 2.
- 2006 *Idioprioniodus healdi* (GUNNELL); NEMYROVSKA, PERRET-MIROUSE & WEYANT, Lám. 5, fig. 13, elemento M).

Material <i>Neoprioniodus conjunctus</i> s.f.		
Capa	Sinestrales	Dextrales
TZ2/4-1	16	15
Pc2402	2	7
TZ2/4-2	9	12
Pc3864	3	1
Pc3808	2	1
Pc3848		1
ID1/5-3		1

Denominación morfotaxonómica: *Neoprioniodus conjunctus* (GUNNELL, 1931).

Descripción

Elemento ramiforme dolobrado formado por cúspide, anticúspide y un proceso “posterior”. La cúspide es lanceolada masiva, con margen “anterior” recto a convexo. Presenta una depresión en su margen “posterior” desde su contacto con la cavidad basal, que se prolonga como un surco hasta casi alcanzar la cúspide contribuyendo a su aspecto lanceolado. La cúspide se proyecta “aboral” y “anteriormente” en forma de una anticúspide triangular con hasta dos denticulos en su margen “anterior” y hacia su extremo “aboral”. Estos denticulos pueden distinguirse peor en los elementos adultos, especialmente en gerontes, al volverse más groseros por acreción de capas de apatito.

El proceso “posterior” se continúa desde la estructura de la cúspide-anticúspide y cavidad basal, curvándose “aboralmente” y encontrándose, en su parte “anterior” inclinado hacia la parte “externa” de la unidad, pudiéndose observar la parte “aboral” “del proceso. En los ejemplares recuperados este proceso se encuentra fragmentado por lo que se desconoce el número exacto de denticulos. Se han observado hasta 3 denticulos lanceolados y discretos, de sección pseudovalada. En vista “lateral interna” se observa una concavidad en su parte media.

Este elemento presenta una cavidad basal característica, localizada entre el margen “posterior” de la cúspide y el primer denticulo del proceso “posterior”. Al prolongarse tanto hacia la anticúspide como hacia el proceso “posterior” en forma de surco es de tipo elíptica, globosa en su parte central y alargada hacia sus extremos en vista “aboral”. Tanto en vista “aboral” como “lateral interna” se observa que el surco del proceso posterior es profundo y marcado.

Elemento S₀ (“subacoda”)

Lámina 1, Figuras 16, 17

- *1931 *Prioniodus subacodus* GUNNELL, p. 246, Lám. 29, fig. 5.
- 1941 *Hibbardella subacoda* (GUNNELL); ELLISON, p. 118, Lám. 20, figs. 22, 26.
- 1952 *Duboisella typica* RHODES, pp. 897, 898, Lám. 128 (marcado como “c”, elemento *Hibbardella*).
- 1953 *Roundya barnettana* n. sp. HASS, p. 89, Lám. 16, figs. 8, 9.
- 1957 *Roundya barnettana* HASS; BISCHOFF, p. 52, Lám. 5, figs. 19, 20.
- 1958 *Roundya costata* REXROAD, p. 26, Lám. 2, figs. 5-8.
- ?1960 *Roundya* sp. CLARKE, p. 15, Lám. 2, fig. 5.
- 1961 *Roundya subacoda* (GUNNELL); HIGGINS, p. 220, Lám. Xi, fig. 13.
- 1962 *Roundya subacoda* (GUNNELL); HIGGINS, pp. 11, 12, Lám. 1, fig. 1.
- 1969 *Hibbardella (Roundya) barnettana* HASS; RHODES, AUSTIN & DRUCE, p. 116, Lám. 25, figs. 2-5.
- 1969 *Hibbardella (Roundya)* sp. RHODES, AUSTIN & DRUCE, pp. 116, 117, Lám. 25, fig. 1.
- 1972 *Neoprioniodus conjunctus* (GUNNELL); VON BITTER, p. 70, Lám. 16, figs. 2a, b (elemento Tr).
- 1973 *Idioprioniodus lexingtonensis* (GUNNELL); BAESEMAN, p. 704, Lám. 3, fig. 9 (elemento B_{3a}).

- 1975 *Roundya barnettana* HASS; HIGGINS, p. 72, Lám. 1, figs. 1-3, 12.
- 1975 *Idioproniodus paraclaviger* (REXROAD); NICOLL & REXROAD, p. 23, Lám. 3, fig. 15 (elemento aff. *subacoda*).
- 1981 *Idioproniodus* sp. aff. *I. healdi* (ROUNDY); REXROAD, p. 11, Lám. 2, fig. 6.
- 1981 *Roundya barnettana* HASS; METCALFE, Lám. 16, figs. 4a, b.
- 1982 *Idioproniodus conjunctus* (GUNNELL); HIGGINS & WAGNER-GENTIS, p. 333, Lám. 34, fig. 18 (elemento B_{3a}).
- 1985 *Idioproniodus* cf. *conjunctus* (GUNNELL); REXROAD & MERRILL, Lám. 4, fig. 19.
- 1986 *Idioproniodus* cf. *healdi* (ROUNDY); MAPES & REXROAD, Lám. 2, fig. 21 (elemento "Sa").
- 1987 *Idioproniodus healdi* (ROUNDY); DEAN, pp. 27, 28, Lám. 1, fig. 1.
- 1987 *Idioproniodus conjunctus* (GUNNELL); MERRILL, GRAYSON & MOSLEY, pp. 23-45, Lám. 2, fig. 1.
- 1988 *Idioproniodus*, elemento Sa SWEET, p. 83, Fig. 5.31 [fila superior, 1^{er} elemento por la derecha].
- 1991 *Idioproniodus conjunctus* (GUNNELL); BROWN, REXROAD, EGGERT & HOROWITZ, fig. 7.27.
- 1993 *Roundya barnettana* HASS; DAVIES, AUSTIN & MOORE, Lám. 2, fig. 16 (elemento "Sa").
- 1993 *Idioproniodus conjunctus* (GUNNELL); REXROAD, fig. 4, figs. 9, 10 (elemento Sa).
- 1994 *Idioproniodus healdi* (ROUNDY); VARKER, p. 309, Lám. 2, fig. 9 (elemento Sa).
- 1995 Elementos vicariantes de *Idioproniodus? claviger* e *Idioproniodus? healdi* (ROUNDY); CHAUFFE & NICHOLS, Lám. 1, figs. 5-10, 12.
- 1999 *Idioproniodus healdi* (ROUNDY); SOMERVILLE, pp. 181-182, Lám. 5, fig. 9 (elemento Sa).
- 1999 *Idioproniodus healdi* (ROUNDY); SOMERVILLE & SOMERVILLE, Lám. 1, fig. 16.
- 2004 *Idioproniodus healdi* (ROUNDY); BERMÚDEZ-ROCHAS, SARMIENTO & RODRÍGUEZ, pp. 29-31, Lám. 1, fig. 13.
- 2005 *Idioproniodus* spp. MEDINA-VAREA, SARMIENTO, RODRÍGUEZ & CÓZAR, p. 27, Lám. 1, fig. 3.
- 2006 *Idioproniodus healdi* (ROUNDY); NEMYROVSKA, PERRET-MIROUSE & WEYANT, Lám. 5, fig. 18 (elemento Sa).

Material <i>Hibbardella subacoda</i> s.f.	
Capa	Nº ejemplares
TZ2/4-1	24
Pc2402	12
TZ2/4-2	18
Pc3864	4
Pc3808	5
Pc3848	2

Denominación morfotaxonómica: *Hibbardella subacoda* (GUNNELL, 1931).

Descripción

Elemento ramiforme alado, simétrico, constituido por dos procesos "laterales", un proceso "posterior" y

una cúspide y cavidad basal en posición central. Los procesos "laterales" son de tipo barra, más delicados en las formas juveniles y masivos en las adultas. En vista "interna" se localizan uno aproximadamente a 90° del otro. Están comprimidos en sentido "anteroposterior" y tienen un margen basal sinuoso, siendo cóncavo en la parte inmediatamente próxima a la cavidad basal, volviéndose convexo a la altura del primer denticulo hasta su parte media y nuevamente cóncavo a recto hacia los extremos de los procesos.

En ambos procesos se observan hasta 5 denticulos discretos, alargados, lanceolados, de sección subovalada a redondeada hacia sus ápices. En vista "interna" son cóncavos en su parte basal, inclinados posteriormente y progresivamente reclinados hacia la cúspide desde los extremos de los procesos, disponiéndose en forma de abanico.

El proceso "posterior" está fragmentado en los ejemplares estudiados. Tiene forma de barra, más delicada que la de los procesos "laterales" y se encuentra comprimido "lateralmente" al igual que el único denticulo que se observa en éste. La sección de este proceso es de tipo subrectangular. El denticulo es pequeño, de mucho menor tamaño que los denticulos de los procesos "laterales", de sección subovalada e inclinado posteriormente. Es cóncavo en su parte "posterior".

La cúspide es masiva, de gran tamaño, más del doble que los denticulos de mayor tamaño de ambos procesos. En vista "interna" se inclina "posteriormente", presentando una marcada concavidad en su parte basal, enderezándose desde su parte media hacia el ápice. Es alargada de sección subovalada a subredondeada, especialmente hacia su extremo distal. Sus márgenes "laterales" se encuentran aquillados por la presencia de dos surcos que se desarrollan desde su parte basal hacia la cúspide. En su parte central y basal, debido a la morfología de la cavidad basal, presenta una depresión marcada que se extiende en forma de surco amplio hasta desaparecer al final del primer tercio de la cúspide.

En vista "aboral" la cavidad se extiende en forma de surco por el margen basal de los 3 procesos, por lo que además de ser globosa y amplia es de tipo triangular. En vista "anterior" se observa su marcada proyección hacia esta zona.

Elemento S_{1a} ("bidentata")

Lámina 2, Figura 1

- *1931 *Prioniodus bidentatus* GUNNELL, p. 247, Lám. 29, fig. 6.
- 1941c *Metalonchodina bidentata* (GUNNELL); BRANSON & MEHL, p. 106, Lám. 19, fig. 34.
- 1952 *Duboisella typica* RHODES, pp. 897, 898, Lám. 128 (marcado como "m", elemento *Metalonchodina*).
- 1953 *Metalonchodina* sp. A HASS, p. 85, Lám. 16, figs. 17, 18.
- 1957 *Metalonchodina bidentata* (GUNNELL); BISCHOFF, p. 37, Lám. 5, figs. 13, 15, 46.

- 1960 *Metalonchodina conflecta* CLARKE, p. 17, Lám. 2, fig. 14.
 non1961 *Metalonchodina bidentata* (GUNNELL); HIGGINS, Lám. Xii, fig. 9.
 non1962 *Metalonchodina bidentata* (GUNNELL); HIGGINS, Lám. 1, fig. 3.
 1964 *Metalonchodina* sp. REXROAD & FURNISH, p. 673, Lám. 111, fig. 7.
 1968 *Metalonchodina* sp. HIGGINS & BOUCKAERT, p. 44 Lám. 2, fig. 4.
 1969 *Metalonchodina bidentata* (GUNNELL); RHODES, AUSTIN & DRUCE, pp. 154-156, Lám. 24, figs. 8, 10-11 [non fig. 9=*M. multidentata* HIGGINS, 1975].
 1975 *Metalonchodina bidentata* (GUNNELL); HIGGINS, p. 63, Lám. 1, fig. 13.
 1975 *Idioproniodus paraclaviger* (REXROAD); NICOLL & REXROAD, p. 25, Lám. 3, figs. 12-14 (elemento aff. *bidentata*).
 1976 *Idioproniodus healdi* (ROUNDY); NORBY, p. 139, Lám., 9, figs. 6, 13 (elemento N₂).
 1982 *Idioproniodus conjunctus* (GUNNELL); HIGGINS & WAGNER-GENTIS, p. 332, Lám. 34, fig. 27 (elemento N₂).
 1985 *Idioproniodus* cf. *conjunctus* (GUNNELL); REXROAD & MERRILL, Lám. 3, figs. 18, 19.
 1987 *Idioproniodus healdi* (ROUNDY); DEAN, pp. 25, 26, Lám. 1, fig. 3 (elemento Pb).
 1987 *Idioproniodus conjunctus* (GUNNELL); MERRIL, GRAYSON & MOSLEY, pp. 23-45, Lám. 2, fig. 7.
 v1987 *Idioproniodus* cf. *conjunctus* (GUNNELL); MERRIL & GRAYSON, pp. 67-72, Lám. 6, fig. 16.
 1988 *Idioproniodus*, elemento Pa SWEET, p. 83, Fig. 5.31 [fila superior, 1^{er} elemento por la izquierda].
 1991 *Idioproniodus conjunctus* (GUNNELL); BROWN, REXROAD, EGGERT & HOROWITZ, fig. 7.28.
 1993 *Idioproniodus conjunctus* (GUNNELL); REXROAD, fig. 4, figs. 11, 12 (¿elemento Pa?).
 1994 *Idioproniodus healdi* (ROUNDY); VARKER, p. 309 (elemento Pb).
 1995 Elementos vicariantes de *Idioproniodus? claviger* e *Idioproniodus? healdi* (ROUNDY); CHAUFFE & NICHOLS, Lám. 1, figs. 5-10, 12.
 1999 *Idioproniodus healdi* (ROUNDY); SOMERVILLE, pp. 183-184, Lám. 5, figs. 6, 8 (elemento Sb₁).
 1999 *Idioproniodus healdi* (ROUNDY); SOMERVILLE & SOMERVILLE; Lám. 1, fig. 15.
 2004 *Idioproniodus conjunctus* (GUNNELL); BERMÚDEZ-ROCHAS, SARMIENTO & RODRÍGUEZ, pp. 31, 32; Lám. 1, figs. 1-3.
 ?2006 *Idioproniodus healdi* (ROUNDY); NEMYROVSKA, PERRET-MIROUSE & WEYANT, Lám. 5, fig. 16 (elemento Pb).

Material <i>Metalonchodina bidentata</i> s.f.	
Capa	Sinestrales
TZ2/4-1	1
Pc2402	1
TZ2/4-2	3
Pc3848	1

Denominación morfotaxonómica: *Metalonchodina bidentata* (GUNNELL, 1931).

Descripción

Elemento ramiforme digirado extensiforme, formado por dos procesos “laterales”. Uno de los procesos es significativamente más corto que el otro. Este proceso “lateral” corto o proceso “lateral externo” presenta un denticulo de gran tamaño, triangular, masivo, de sección subovalada, y es característico de este tipo de elemento al ser de más ancho y de similar altura que la cúspide. En su parte “interna” este proceso presenta, en concreto debajo del denticulo masivo, una superficie labiada, semicircular y rugosa, producida como consecuencia de la continuación de la cavidad basal (tanto margen “superior” como “inferior” de ésta) en el proceso “lateral”, que se observa en vista “interna”.

El proceso “lateral” más largo, o proceso “lateral interno” se encuentra comprimido “anteroposteriormente” en su parte basal hacia su extremo distal. En el único ejemplar en el que se encuentra entero se observan hasta 7 denticulos que pasan desde el extremo del proceso hacia la parte de la cúspide, de triangulares y tamaño pequeño a alargados y más grandes. También se reclinan en este sentido y, en general, se inclinan “posteriormente”. Son cóncavos en vista “interna” durante gran parte de su longitud y los de mayor tamaño se localizan en la parte media y cercana a la cúspide del proceso. Su sección transversal es de tipo subovalado.

La cúspide es alargada y lanceolada, de menor tamaño que el denticulo masivo del proceso “lateral”. Se distingue por encontrarse la cavidad basal del elemento debajo de ella. Presenta dos finos surcos laterales que aquillan sus márgenes. Es cóncava en su parte basal, volviéndose ligeramente convexa hacia su tercio superior y enderezándose hacia la cúspide. Se inclina posteriormente y se reclina hacia el proceso “lateral externo”. Además, se encuentra ligeramente girada en su tercio superior hacia el proceso “lateral interno”.

La cavidad basal es globosa, semicircular, proyectándose hacia la parte “interna” de la unidad. Se prolonga en forma de una superficie labiada hacia el proceso “lateral” corto (observable en vista “interna”) y como un surco por el margen basal del proceso “lateral” largo (en vista “aboral”). Se encuentra girada hacia el proceso “lateral” corto.

Elemento S_{1β} (metalonchodínido)

Lámina 2, Figuras 2-5

- 1953 *Metalonchodina* sp. A HASS, p. 85, Lám. 16, figs. 17, 18.
 1961 *Metalonchodina bidentata* (GUNNELL); HIGGINS, Lám. Xii, fig. 9.
 1962 *Metalonchodina bidentata* (GUNNELL); HIGGINS, Lám. 1, fig. 3.
 1968 *Metalonchodina* sp. HIGGINS & BOUCKAERT, pp. 44, 45, Lám. 2, fig. 4.
 p.1969 *Metalonchodina bidentata* RHODES, AUSTIN & DRUCE, p. 154-156, Lám. 24, fig. 9 [non figs. 8, 10-11=*M. bidentata*].

- *1975 *Metalonchodina multidentata* HIGGINS, p. 63, Lám. 1, figs. 14-16.
 1981 *Metalonchodina bidentata* (GUNNELL); METCALFE, Lám. 17, fig. 1.
 1982 *Idioproniodus conjunctus* (GUNNELL); HIGGINS & WAGNER-GENTIS, p. 332, Lám. 34, fig. 27 (elemento N₂).
 v1987 *Idioproniodus cf. conjunctus* (GUNNELL); MERRILL & GRAYSON, pp. 67-72, Lám. 6, fig. 17.

Material <i>Metalonchodina multidentata</i> s.f.		
Capa	Sinestrales	Dextrales
TZ2/4-1	3	8
Pc2402	1	3
TZ2/4-2	8	2
Pc3864	1	
ID1/5-3		1

Denominación morfotaxonómica: *Metalonchodina multidentata* HIGGINS, 1975.

Descripción

Elemento ramiforme digirado extensiforme. El proceso “lateral externo” puede tener hasta 3 denticulos. Se reconocen dos morfologías, (i) una con dos denticulos, el primero (el más cercano al extremo distal del proceso) pequeño y subredondeado, y el segundo, triangular, masivo, de igual o mayor tamaño que la cúspide, y (ii) una segunda morfología con tres denticulos, en la que el primer denticulo, el del extremo del proceso es pequeño, mientras que los dos siguientes tienen el tamaño de la cúspide o son ligeramente mayores. Su morfología es lanceolada y la sección transversal subovalada. Son cóncavos en vista “interna” y se inclinan “posteriormente”. En los más cercanos a la cúspide, el margen lateral cercano a la cúspide es cóncavo hacia el ápice. El denticulo más próximo a la cúspide se caracteriza además, porque se reclina hacia el extremo del proceso en lugar de hacia la cúspide, alejándose de ella. El proceso “lateral posterior” se encuentra fracturado en los ejemplares por lo que no puede determinarse el número de denticulos. Estos son subtriangulares de sección subovalada y disminuyen de tamaño hacia el extremo distal del proceso.

La cúspide, similar a la de *Metalonchodina bidentata* s.f. en todos sus aspectos morfológicos se caracteriza por estar inclinada posteriormente y reclinada hacia el proceso “lateral externo”, y como en el caso de los denticulos, el margen que se dirige hacia este último proceso es convexo, mientras que el opuesto es cóncavo.

La cavidad basal en vista “interna” se localiza debajo de la cúspide y es globosa. Se continúa como una superficie labiada y rugosa en el proceso “lateral externo” y como un surco por el margen basal del proceso “lateral interno”.

Discusión

La diferencias fundamentales de un elemento de *M. multidentata* (HIGGINS) respecto de uno de *M. bidentata* s.f. (GUNNELL) son, (i) al menos dos denticulos en el proceso “lateral” corto y, en algunos ejemplares hasta tres denticulos en el mismo proceso, (ii) marcada inclinación del primer denticulo hacia el extremo del proceso en lugar de hacia la cúspide (se aleja de ella), más concavidad del margen cercano a la cúspide del primer denticulo y convexidad del opuesto.

Elemento S_{3/4} (“*typa*”)

Lámina 2, Figuras 6-9

- 1926 *Prioniodus* sp. A ROUNDY, p. 11, Lám. 4, fig. 9.
 1926 *Prioniodus* sp. C ROUNDY, p. 11, Lám. 4, fig. 11.
 1941 *Ligonodina typa* (GUNNELL); ELLISON, p. 114, Lám. 20, figs. 8-11.
 1952 *Duboisella typica* RHODES, pp. 896-898, Lám. 128 (marcado como “a”, elemento *Ligonodina*).
 1953 *Ligonodina roundyi* n. sp. HASS, pp. 82, 83, Lám. 15, figs. 5-9 [figs. 5, 6 cops. ROUNDY (1926)].
 1958 *Ligonodina roundyi* HASS; REXROAD, p. 21, Lám. 3, figs. 1-4.
 1961 *Ligonodina typa* (GUNNELL); HIGGINS, p. 220, Lám. Xi, fig. 6.
 1962 *Ligonodina typa* (GUNNELL); HIGGINS, Lám. 1, fig. 7.
 1968 *Ligonodina typa* (GUNNELL); HIGGINS & BOUCKAERT, p. 42, Lám. 2, fig. 11.
 1969 *Ligonodina roundyi* HASS; RHODES, AUSTIN & DRUCE, pp. 137, 138, Lám. 26, figs. 13a-14b, 16a-c.
 1970 *Ligonodina roundyi* HASS; MARKS & WENSINK, pp. 265, 266, Lám. 1, fig. 6.
 1972 *Neoproniodus conjunctus* (GUNNELL); VON BITTER, p. 69, Lám. 12, fig. 3 (element Hi).
 1973 *Idioproniodus lexingtonensis* (GUNNELL); BAESEMAN, p. 703, Lám. 3, fig. 1 (elemento B_{1a}).
 1975 *Ligonodina roundyi* HASS; HIGGINS, p. 58, Lám. 3, fig. 14.
 1975 *Idioproniodus paraclaviger* (REXROAD); NICOLL & REXROAD, p. 23, Lám. 3, figs. 4-7 (elemento *typus*).
 1976 *Idioproniodus healdi* (ROUNDY); NORBY, p. 132, Lám. 9, figs. 1, 14 (elemento B1).
 non 1980 *Ligonodina roundyi* HASS; METCALFE, Lám. 37, fig. 12 [elemento S de *Kladognathus* spp.].
 1980 *Lonchodina bischoffi* HIGGINS & BOUCKAERT; METCALFE, p. 307, Lám. 37, figs. 13, 14.
 1981 *Idioproniodus* sp. aff. *I. healdi* (ROUNDY); REXROAD, p. 11, Lám. 2, fig. 6 (elemento Sc).
 non 1981 *Ligonodina roundyi* HASS; METCALFE, Lám. 15, figs. 11, 12 [elemento S de *Kladognathus* spp.].
 1982 *Idioproniodus conjunctus* (GUNNELL); HIGGINS & WAGNER-GENTIS, p. 332, Lám. 34, fig. 28 (elemento B_{1a}).
 1985 *Idioproniodus cf. conjunctus* (GUNNELL); REXROAD & MERRILL, Lám. 3, fig. 15.
 1987 *Idioproniodus healdi* (ROUNDY); DEAN, pp. 31, 32, Lám. 1, figs. 7, 8.
 v1987 *Idioproniodus cf. conjunctus* (GUNNELL); MERRILL &

- GRAYSON, pp. 67-71, Lám. 5, fig. 7; Lám. 6, figs. 14, 19.
 non 1987 *Ligonodina roundyi* (HASS); ARMSTRONG & PURNELL,
 Lám. 2, fig. 18 [=elemento S de *Kladognathus* spp.].
 1988 *Idioprioniodus*, elemento Sc SWEET, Fig. 5.31 [fila superior, 3^{er} elemento por la derecha].
 1991 *Idioprioniodus conjunctus* (GUNNELL); BROWN, REXROAD, EGGERT & HOROWITZ, fig. 7.29.
 1993 *Idioprioniodus conjunctus* (GUNNELL); REXROAD, Figs. 4.7, 4.8 (elementos "Sc₁" y "Sc₂" respectivamente).
 1993 *Ligonodina roundyi* HASS; DAVIES, AUSTIN & MOORE, Lám. 2, fig. 36 (elemento S).
 1994 *Idioprioniodus healdi* (ROUNDY); VARKER, p. 309, Lám. 2, fig. 4 (elemento Sc).
 1995 Elementos vicariantes de *Idioprioniodus? claviger* e *Idioprioniodus? healdi* (ROUNDY); CHAUFFE & NICHOLS, Lám. 1, figs. 5-10, 12.
 1996 Elementos de *Idioprioniodus* RODRÍGUEZ CAÑERO & GUERRA-MERCHÁN, Lám. II fig. 15.
 1996 *Idioprioniodus conjunctus* (GUNNELL); KRUMHARDT, HARRIS & WATTS, p. 45, Lám. 5, fig. 17.
 1998 *Idioprioniodus* spp. BELKA & LEHMAN, Lám. 5, fig. 9 (elemento "Sb").
 1999 *Idioprioniodus healdi* (GUNNELL); SOMERVILLE, pp. 185, Lám. 5, figs. 11-13.
 1999 *Idioprioniodus healdi* (GUNNELL); SOMERVILLE & SOMERVILLE, Lám. 1, fig. 18.
 2006 *Idioprioniodus healdi* (ROUNDY); NEMYROVSKA, PERRET-MIROUSE & WEYANT, Lám. 5, fig. 17 (elemento Sc).

Material <i>Ligonodina typa</i> s.f.		
Capa	Sinestrales	Dextrales
TZ2/4-1	28	26
Pc2402	15	18
TZ2/4-2	24	24
Pc3864	7	1
Pc3808	2	1
Pc3848		2
Pc2358		1

Denominación morfotaxonómica: *Ligonodina typa* (GUNNELL, 1933).

Descripción

Elemento ramiforme bipennado formado por un proceso "anterolateral" y un proceso "posterior". El proceso "posterior" se encuentra fragmentado en todos los elementos estudiados en este trabajo. Es de tipo barra alargada, comprimido "lateralmente" con hasta dos denticulos pequeños, de sección redondeada e inclinados "posteriormente".

El proceso "anterior" es de mayor tamaño y sinuoso, con aspecto similar al de una plataforma en su parte media por la acreción de láminas de apatito y el consiguiente ensanchamiento. En vista "lateral interna" se observa como en su parte próxima a la cúspide es cóncavo,

volviéndose convexo en su parte media, para ser nuevamente cóncavo a recto en su extremo distal. Los denticulos, hasta 5, son discretos, alargados de sección subovalada a subredondeada, se inclinan posteriormente de forma marcada, y se reclinan de forma progresiva hacia la cúspide desde el extremo distal del proceso. Los de mayor tamaño se localizan en su parte media.

La cúspide es alargada de tipo lanceolado, con sección subovalada, y presenta dos surcos en ambos márgenes "laterales", especialmente bien marcados en su parte basal; está inclinada "posteriormente" y se gira ligeramente hacia su lado "lateral interno" desde su primer tercio. Es cóncava en su parte basal, para enderezarse durante el resto de su longitud. Entre el primer denticulo del proceso "posterior" y la cúspide, se observa una depresión amplia que no se extiende más allá de la parte basal de la cúspide.

En vista "lateral interna" la cavidad basal es muy característica. Aunque se proyecta tanto en la parte "lateral interna" como "lateral externa" del elemento, en la parte "lateral interna" su margen "basal" es sinuoso, de morfología cóncava-convexa-cóncava hacia el proceso "posterior". Además, esta proyección de la cavidad basal es menos abultada que la correspondiente a la parte "lateral externa" del elemento. La cavidad basal se continúa en ambos procesos en forma de surco en vista "aboral".

Idioprioniodus spp. (Fragmentos)

Material <i>Idioprioniodus</i> spp.			
Capa	Nº ejemplares	Capa	Nº ejemplares
TZ3/3-1	1	TZ5/4	1
TZ2/4-1	283	Pc3808	19
Pc2402	92	Pc3848	6
TZ2/4-2	151	AK1/3-1	2
Pc3864	31	ID1/1-1	1

Discusión

En esta categoría se incluyen todos aquellos elementos que por sus características morfológicas se pueden adscribir al género *Idioprioniodus*, pero que por su estado de preservación no pueden asignarse a una especie o un tipo de elemento en concreto (i.e. fragmentos de procesos).

Género *Kladognathus* REXROAD, 1958

Especie tipo: *Cladognathodus prima* REXROAD, 1957, por designación original.
 non 1847 *Cladognathus* BURMEISTER, p. 364.
 1957 *Cladognathus* REXROAD, p. 28.
 1958 *Kladognathus* REXROAD, p. 19.
 1958 *Lambdagnathus* REXROAD, pp. 19, 20.

1961 *Kladognathodus* REXROAD & BURTON, p. 1152.
 1963 *Magnilaterella* REXROAD & COLLINSON, pp. 11-14.

Diagnosis según PURNELL (1993)

Aparato seximembrado (PURNELL, 1993) compuesto por 4 elementos P (P_1 y P_2) bipennados [*Magnilaterella robusta* s.f. REXROAD & COLLINSON, *Magnilaterella complectens* s.f. (CLARKE), *Magnilaterella contraria* s.f. RHODES, AUSTIN & DRUCE, *Magnilaterella clarkei* s.f. RHODES, AUSTIN & DRUCE,] o terciopedados modificados [*Lambdagnathus fragilidens* s.f. REXROAD, *Kladognathus macrodentata* s.f. (HIGGINS)]; 2 elementos M (dos morfotipos) dolobrados [*Neoprioniodus peracutus* s.f. (HINDE), *N. scitulus* s.f. (BRANSON & MEHL)]; 1 elemento S_0 alado (*Hibbardella milleri* s.f. REXROAD) y 8 elementos S (S_{1-4} , dos morfotipos) bipennados (*Ligonodina tenuis* s.f. BRANSON & MEHL, *L. levis* s.f. BRANSON & MEHL, y posiblemente *Hindeodella undata* s.f. BRANSON & MEHL). Excepto el elemento S_0 que no presenta pareja simétrica, por lo que sólo se reconoce un elemento en el aparato, el resto de elementos se hallan simétricamente emparejados pudiendo identificarse tanto formas dextrales como sinestrales.

Discusión

El aparato de *Kladognathus* fue reconocido por primera vez por NORBY (1976), a partir de una asociación natural parcial y reconstruido con posterioridad, a partir de los estudios estadísticos de HOROWITZ & REXROAD (1982) y REXROAD & HOROWITZ (1990) y las asociaciones recurrentes de elementos discretos (MAPES & REXROAD, 1986). REXROAD (1981) señaló que los elementos pertenecientes a especies atribuidas en morfotaxonomía a los géneros *Kladognathus*, *Magnilaterella*, *Hibbardella*, *Neoprioniodus* y *Ligonodina*, en realidad forman grupos recurrentes que representan especies congénicas de un único género multielemental, para el que *Kladognathus* REXROAD, 1958, era el nombre más antiguo conocido.

Otra adición potencial a este aparato multielemental, según NORBY (1976) y REXROAD (1981), sería *Lambdagnathus* REXROAD, 1958. Aunque esta posibilidad fue apoyada por SWEET (1988), éste también señaló que estos elementos no son frecuentes y que no se agrupan estadísticamente de forma significativa con los componentes antes mencionados en los grupos recurrentes.

SWEET y REXROAD discrepaban también en los elementos que ocupaban las diferentes posiciones; en concreto, la posición ocupada por el elemento del género *Magnilaterella*. REXROAD (1981) asigna a *Magnilaterella* la posición "Sb" y no reconoce elementos P en su reconstrucción del aparato, mientras que SWEET (1988) considera posible que *Magnilaterella* ocupase posiciones P en los aparatos de las especies de *Kladognathus*, situándolo así en sus reconstrucciones. De esta forma encajaría, como indica el autor, en el modelo general de los Prioniodinida.

Los elementos conodontales presentes en el intestino medio del espécimen de *Typhloesus wellsi* (MELTON & SCOTT), un metazoo predador de conodontos, estudiado por PURNELL (1993) representan el aparato completo de la especie multielemental *Kladognathus*, a partir de los cuales, logró reconstruir su aparato conodontal. Éste está compuesto por los siguientes elementos: 2 elementos P_1 , 2 elementos P_2 , 1 elemento S_0 , 8 elementos S_{1-4} (4 elementos "Sb", 4 elementos "Sc") y 2 elementos M (Fig. 6.5).

Las posiciones P estarían ocupadas por elementos bipennados pertenecientes a las especies de *Magnilaterella* (Fig. 6.6), como indicaba SWEET (1988), los elementos S serían bipennados y dimórficos (como señalaba REXROAD, 1981), mientras que las posiciones M estarían ocupadas por elementos dolobrados.

Con el conocimiento del aparato completo de *Kladognathus* y la configuración de sus elementos PURNELL (1993) sugiere que el plan estructural de los prioniodinidos era similar al de los ozarkodínidos.

Por último, como señala SKOMPSKI (1996), cabe destacar la problemática relacionada con la discriminación de las especies. Mediante análisis estadísticos MAPES & REXROAD (1986) y REXROAD & HOROWITZ (1990) reconocieron dos posibles especies. *Kladognathus tenuis* (BRANSON & MEHL) estaría compuesto por la asociación de *Neoprioniodus scitulus* s.f. (BRANSON & MEHL) (elemento "Ma"), *Hibbardella milleri* s.f. REXROAD (elemento "Sa"), *Magnilaterella robusta* s.f. REXROAD & COLLINSON (elemento Sb), *Ligonodina tenuis* s.f. BRANSON & MEHL (elemento "Sc α "), *Ligonodina levis* s.f. BRANSON & MEHL (elemento "Sc β ") y *Lambdagnathus fragilidens* s.f. REXROAD (elemento "Sd"). Mientras que *?Kladognathus complectens* (CLARKE), estaría formado por la asociación de *Hibbardella milleri* s.f. REXROAD (elemento "Sa"), *M. complectens* (CLARKE) (elemento "Sb α "), *M. robusta* s.f. REXROAD & COLLINSON (elemento "Sb β "), *M. contraria* s.f. RHODES, AUSTIN & DRUCE (elemento "Sb β "), *M. clarkei* s.f. RHODES, AUSTIN & DRUCE (elemento "Sb β ") y por *L. loisae* s.f. CLARKE (elemento "Sc"). *Neoprioniodus peracutus* s.f. (HINDE) sería el morfotipo β del elemento M y según los análisis podría ser un elemento vicariante de ambas especies.

La asociación natural de *Kladognathus* estudiada por PURNELL (1993) poseía únicamente elementos de *M. contraria* s.f. ocupando las posiciones P_1 y P_2 , diferenciándose los elementos de cada una de estas posiciones en el número de denticulos del proceso lateral, 3 y 2 respectivamente.

SKOMPSKI (1996) asignó todos los elementos recuperados de *Kladognathus* a la especie *Kladognathus tenuis* al no haber registro de ejemplares de *M. complectens* s.f. (CLARKE). Aún así señaló, que a la luz de la información aportada por PURNELL (1993), basada

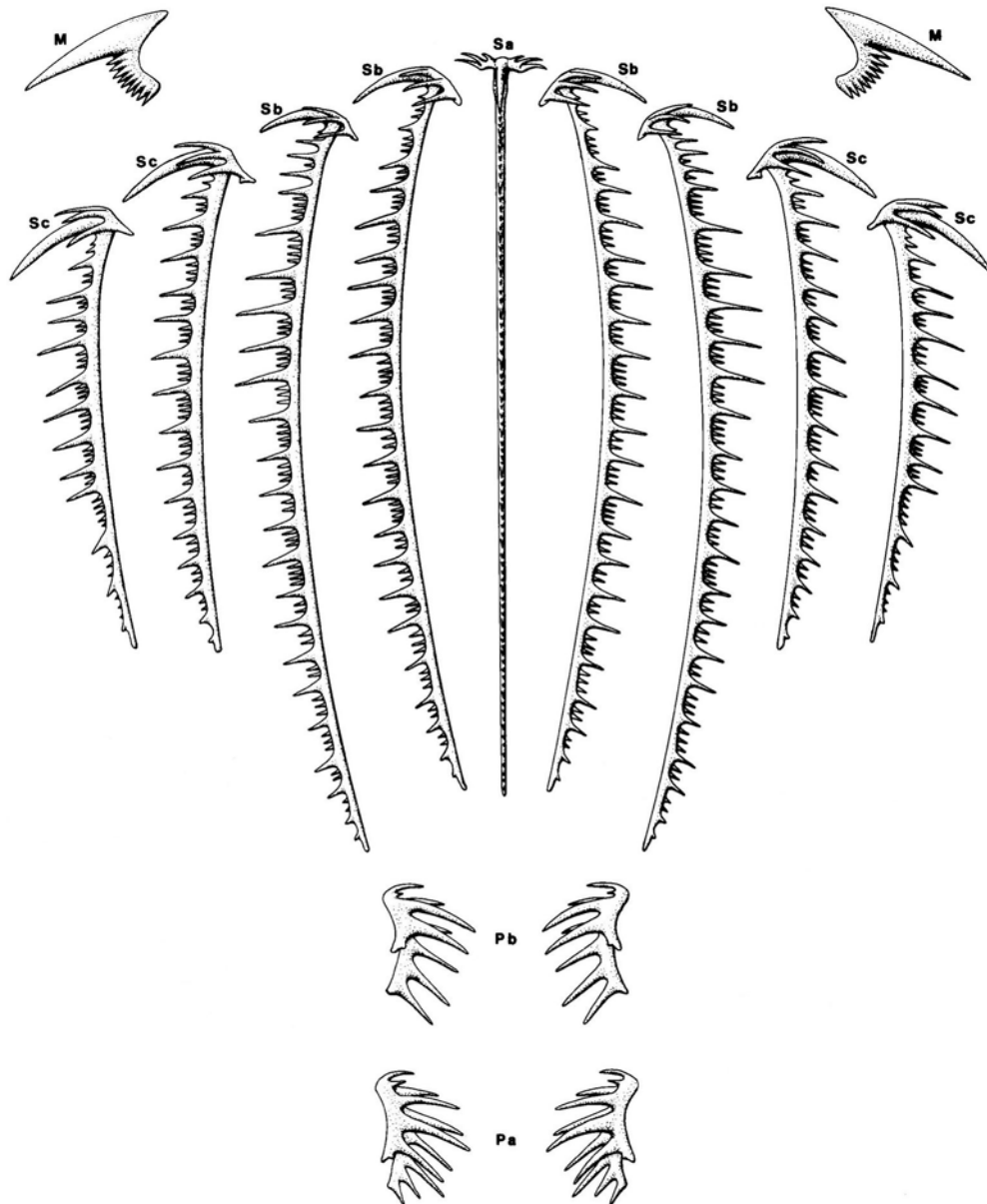


Figura 6.5.- El aparato conodontal de *Kladognathus* (la parte “anterior” hacia el extremo superior de la figura). Basada en el ejemplar ROM 48915. Tomada de PURNELL (1993).

en una asociación natural lo más lógico sería tener en cuenta a los elementos P (ocupados por las distintas especies morfotaxonómicas de *Magnilaterella*) a la hora de determinar las especies de *Kladognathus*, pero que debido a la falta de más material para realizar una proposición formal, continuaba empleando la taxonomía habitual. Para SKOMPSKI (1996) *K. macrodentata* s.f. (HIGGINS) ocupaba la posición “Sc” de *K. tenuis*, pero para PURNELL (1993) los elementos tertiopedados probablemente ocuparían las posiciones P, sustituyendo a los elementos bipennados de *Magnilaterella*.

SOMERVILLE (1999) señala que *M. contraria* s.f. había sido asignada previamente, mediante análisis estadísticos a *?K. complectens*, pero que no hay evidencia de ningún elemento *M. complectens* s.f. en la asociación descrita por PURNELL (1993). Además, hace notar que la

diferencia entre *M. robusta* s.f. y *M. complectens* s.f., como en el caso de los dos elementos de *M. contraria* s.f. descritos por PURNELL (1993) es la longitud y número de denticulos del proceso lateral, cuestionándose si podrían ser los elementos P_1 y P_2 de una especie de *Kladognathus*. Como las asociaciones registradas en materiales del Viseense superior de Irlanda no se ajustaban a lo establecido por REXROAD & HOROWITZ (1990), SOMERVILLE (1999) y SOMERVILLE & SOMERVILLE (1999) las incluyeron todas juntas bajo el nombre *K. tenuis/complectens* (BRANSON & MEHL), emend. REXROAD (1981), de forma que todos los elementos de *Magnilaterella* ocupasen las posiciones P_1 - P_2 . Respecto a *K. macrodentata* HIGGINS, mantuvieron esta especie como una especie distinta a *K. tenuis/complectens*, discrepando con SKOMPSKI (1996), porque según SOMERVILLE (1999) los elementos “*macrodentata*” presentan

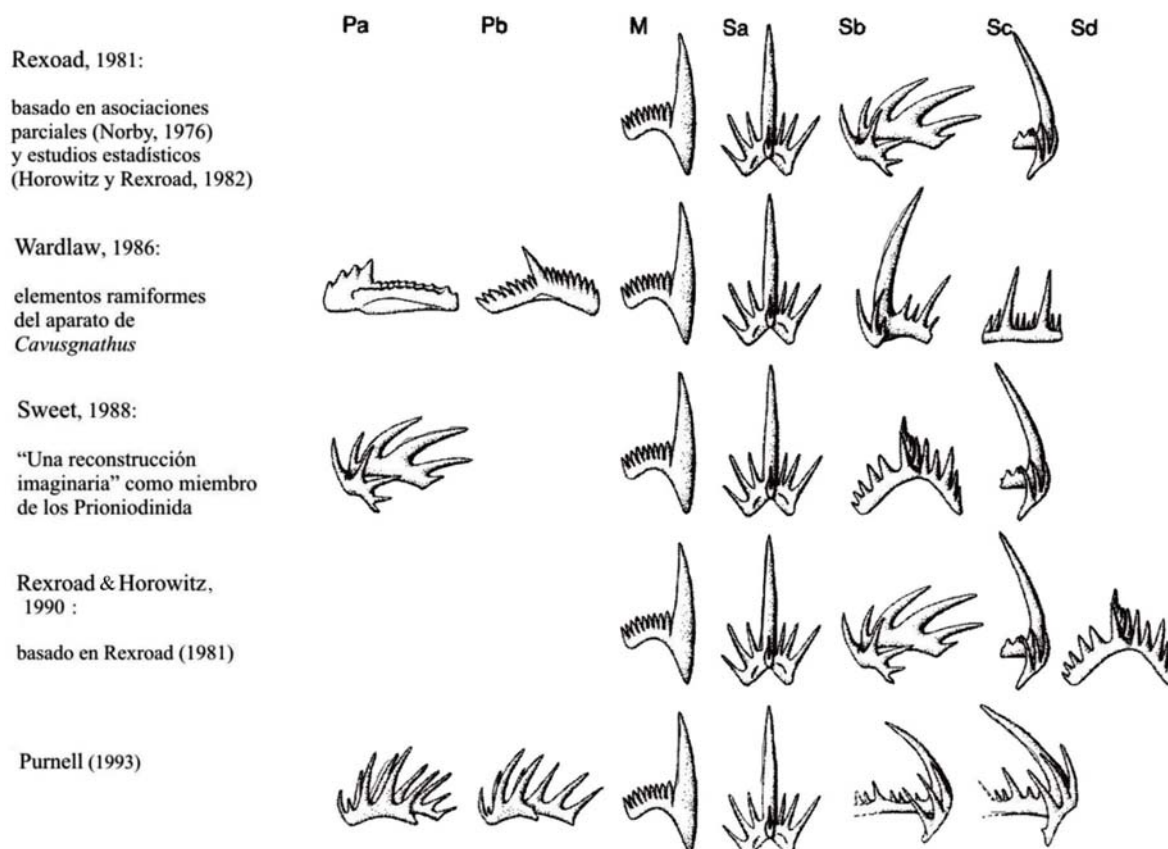


Figura 6.6.- Nomenclaturas multielementales empleadas por diversos autores para el género *Kladognathus* según PURNELL (1993).

un primer registro más tardío que el de los elementos de *K. tenuis*, y porque los dentículos tienen tendencia a estar “lateralmente” comprimidos a diferencia de los de *K. tenuis* que suelen ser subredondeados.

En este trabajo se ha seguido a PURNELL (1993), para la reconstrucción del aparato de *Kladognathus*, al tratarse de una asociación natural muy bien conservada y a SOMERVILLE (1999) y SOMERVILLE & SOMERVILLE (1999) para la determinación específica de los elementos, ya que el material recuperado es muy escaso como para aportar nuevos datos sobre las especies de *Kladognathus*. El trabajo de PURNELL (1993) ha servido para conocer la composición del aparato de *Kladognathus* e incluso poder determinar la orientación y notación biológica de los elementos en función de las posiciones que ocupan (PURNELL *et al.*, 2000). La reconstrucción realizada por este autor ha permitido averiguar que los elementos correspondientes a “*Magnilaterella*” ocupan las posiciones P, y que por lo menos en una especie que PURNELL (1993) mantuvo en nomenclatura abierta, éstas estaban ocupadas por dos morfotipos de *M. contraria* s.f., lo que nos hace coincidir con SKOMPSKI (1996) en que las especies de *Kladognathus* se deberían determinar por sus elementos “*Magnilaterella*”. De hecho, DEAN (1987) ya señaló esta posibilidad, basándose a su vez en los estudios de NORBY (1976) y HOROWITZ & REXROAD (1982), al reconocer de forma tentativa, hasta cinco especies de *Kladognathus* (*K. tenuis*, *K. complectens*, *K. clarkei*, *K.*

contrarius y *K. macrodentatus*) en función del tipo de elemento de “*Magnilaterella*” registrado en su material. Desafortunadamente, en el caso de SKOMPSKI (1996), debido a la falta de nuevo material y en concreto de asociaciones naturales, este autor consideró que aún no se podían determinar las otras especies de *Kladognathus*, y que todavía eran necesarios más estudios para la identificación de las distintas especies integrantes del género *Kladognathus*.

En la reconstrucción del aparato de *Kladognathus* de PURNELL (1993), las posiciones M y S se encuentran ocupadas por elementos de especies morfotaxonómicas que en reconstrucciones multielementales previas basadas en análisis estadísticos, podían formar parte del aparato de *K. tenuis* o de ?*K. complectens*, donde el elemento “*Magnilaterella*” en la primera especie era *M. robusta* s.f. y en la segunda podían ser *M. complectens* s.f. (morfotipo “Sba”) o *M. contraria* s.f. y *M. clarkei* s.f. (morfotipos “Sbβ”) (i.e. REXROAD & HOROWITZ, 1990). Comparando los elementos S y M de la reconstrucción de PURNELL (1993) con los adscritos a las especies *K. tenuis* y ?*K. complectens* de REXROAD & HOROWITZ (1990) se puede observar que son los mismos que según los últimos autores pertenecían a su reconstrucción de la especie *K. tenuis*. La única excepción se encuentra en los elementos P₁-P₂ que, como PURNELL (1993) señala, en la asociación ilustrada y reconstruida por este autor son probablemente los de *Magnilaterella contraria* s.f. y no los de *M. robusta* s.f. como correspon-

dería a la especie *K. tenuis* de REXROAD & HOROWITZ (1990) según sus análisis estadísticos. Además, como indican MERRILL *et al.* (1990), los elementos S y los M son los que evolucionan más lentamente, por lo que es normal que este tipo de elementos, generalmente ramiformes, sean virtualmente idénticos en las especies de un mismo género multielemental. En función de lo anterior, los elementos M y S se han interpretado como elementos vicariantes de las distintas especies de *Kladognathus*. Además, aunque puedan existir dudas sobre si las posiciones P₁-P₂ de cada especie de *Kladognathus* se encontraban ocupadas por distintos de elementos de “*Magnilaterella*”, o si dos formas de “*Magnilaterella*” similares, por ejemplo, *M. robusta* y *M. complectens* como menciona SOMERVILLE (1999), ocupaban cada una la posición P₁ y P₂ de una especie de *Kladognathus*, por lo general, se ha considerado a *K. macrodentata* como una especie distinta de *K. tenuis* y *K. complectens*. Esta especie presenta unos elementos P₁-P₂ con unos procesos y denticulos comprimidos “lateralmente” a diferencia del resto de elementos de tipo “*Magnilaterella*” s.f., además de presentar una aparición en el registro mucho más tardía que cualquiera de las dos especies tradicionalmente reconocidas de *Kladognathus* como indica SOMERVILLE (1999). En cuanto a los elementos My S de *K. macrodentata*, esta autora considera que gran parte son “elementos vicariantes de *Kladognathus tenuis/complectens* y *Kladognathus macrodentata*” excepto por el elemento S *Hindeodella undata* BRANSON & MEHL, 1941a.

Kladognathus macrodentata (HIGGINS, 1961)

(Elemento P₁-P₂)
Lámina 2, Figuras 10, 11

- *1961 *Lambdagnathus macrodentata* HIGGINS, p. 214, Lám. 12, figs. 1-3.
1968 *Lambdagnathus macrodentata* HIGGINS; HIGGINS & BOUCKAERT, p. 42.
1969 *Kladognathus macrodentatus* (HIGGINS); RHODES, AUSTIN & DRUCE, p. 132, Lám. 23, figs. 3a-6c.
1975 *Kladognathus macrodentatus* (HIGGINS); HIGGINS, p. 56, Lám. 3, figs. 12, 13.
?1981 *Ligonodina fragilis* HASS; METCALFE, Lám. 15, figs. 9a-c.
?1987 *Kladognathus macrodentatus* (HIGGINS); DEAN, p. 110, Lám. 10, fig. 10 (elemento Sc).
?1993 *Kladognathus macrodentatus* (HIGGINS); DAVIES, AUSTIN & MOORE, Lám. 2, fig. 40 (elemento S).
1996 *Kladognathus tenuis* (BRANSON & MEHL) emend. REXROAD; SKOMPSKI, pp. 208, 209, Lám. 4, fig. 7.
1996 *Kladognathus* REXROAD & MERRILL, text-figs 4.3, 7.
1999 *Kladognathus macrodentata* (HIGGINS); SOMERVILLE, p. 195-197, Lám. 7, figs. 2-6 (elemento Pa-Pb?).
1999 *Kladognathus macrodentata*? (HIGGINS); SOMERVILLE & SOMERVILLE, Lám. 1, fig. 25.
1999 *Kladognathus macrodentata* (HIGGINS); SOMERVILLE & SOMERVILLE, Lám. 1, fig. 26.
?2005 *Kladognathus macrodentata*? (HIGGINS) cf. SOMERVILLE & SOMERVILLE; MEDINA-VAREA, SARMIENTO, RODRÍGUEZ & CÓZAR, pp. 27, 28, Lám. 1, figs. 4, 5.

2006 *Kladognathus* spp. BERMÚDEZ-ROCHAS, SARMIENTO & RODRÍGUEZ, pp. 32, 34, Lám. 2, fig. 9 (elemento Sb-Sc).

Material <i>Kladognathus macrodentata</i> Elemento P ₁ -P ₂			
Capa	Sinestrales	Dextrales	Fragmentos
ID2/8-2	1	1	
Pc2356			2
ID2/8-3		1	4
Pc2358		1	1

Descripción

Elemento ramiforme tertioypedado formado por un proceso “posterior”, un proceso “anterior” y un proceso “lateral”. En vista “lateral interna” el proceso “posterior” es el más largo, está arqueado y se encuentra comprimido “lateralmente”. El proceso “lateral” en los ejemplares se encuentra fracturado, pero por lo general es más corto y también se encuentra comprimido “lateralmente”, y se separa del proceso “posterior” unos 25°. Ambos se inclinan “aboralmente”.

En ambos procesos se observa un patrón de denticulación con alternancia de denticulos de gran y pequeño tamaño. Cabe destacar que los denticulos también se encuentran comprimidos “lateralmente” y que tienen, por lo tanto una sección subovalada. Se inclinan “posteriormente” y son discretos.

El proceso “anterior” es corto, está dirigido “aboralmente” de forma marcada, aunque se encuentra en el mismo plano que el proceso “posterior”. Previos a la cúspide, en situación “anterior” hay de 2 a 3 denticulos pequeños.

En vista “aboral”, presenta una cavidad basal estrecha en la unión de los tres procesos y se continúa como un surco por el margen “basal” del elemento.

Discusión

Los elementos P₁-P₂ de *K. macrodentata* se diferencian de los otros elementos P₁-P₂ de tipo “*Magnilaterella*” en que además de ser elementos tertioypedados en lugar de bipennados, los procesos, al igual que los denticulos se encuentran comprimidos “lateralmente”, esto resulta evidente si los comparamos con los denticulos más redondeados de los otros *Magnilaterella*. Esta compresión “lateral” de los procesos y denticulos, permite identificar la especie aunque se disponga de fragmentos de los procesos.

SOMERVILLE (1999) distinguió 3 morfotipos de elementos P₁-P₂ de *K. macrodentata* en función de la longitud y número de denticulos del proceso “lateral”. ELos ejemplares de este trabajo al encontrarse fragmentados no se puede especificar el morfotipo.

Elemento S

Lámina 2, Figura 12

- *1941a *Hindeodella undata* BRANSON & MEHL, p. 169, pl. 5, fig. 3.
 1953 *Hindeodella undata* BRANSON & MEHL; HASS, p. 82, Lám. 16, figs. 5-7.
 1968 *Hindeodella undata* BRANSON & MEHL; HIGGINS & BOUCKAERT, Lám. 1, fig. 4.
 1969 *Hindeodella undata* BRANSON & MEHL; RHODES, AUSTIN & DRUCE, p. 127, Lám. 31, fig. 1.
 1975 *Hindeodella undata* BRANSON & MEHL; HIGGINS, pp. 44, 45, Lám. 4, figs. 9, 12.
 1999 *Kladognathus macrodentata* (HIGGINS); SOMERVILLE, p. 197, Lám. 7, figs. 7, 8 (elemento Sc).
 ?2005 *Lochriea?* sp. MEDINA-VAREA, SARMIENTO, RODRÍGUEZ & CÓZAR, p. 30, Lám. 2, figs. 1a, 1b.

Material <i>Hindeodella undata</i> s.f.	
Capa	Dextral
TZ2/4-2	1

Denominación morfotaxonómica: *Hindeodella undata* BRANSON & MEHL, 1941a.

Descripción

Elemento ramiforme bipennado con un proceso “anterolateral” corto, cóncavo en vista “lateral interna” y que se encuentra comprimido “lateralmente”. En su extremo presenta un denticulo de gran tamaño que se inclina en su parte superior hacia la parte “anterior”.

La cúspide tiene un tamaño muy similar a los denticulos del proceso “posterior”, aunque es ligeramente mayor que éstos. Es alargada y de sección subovalada. Se inclina “posteriormente” de forma ligera.

El proceso “posterior” es mucho más largo que el “anterior”, está comprimido “lateralmente” y en él se observa una alternancia de denticulos de mayor tamaño, entre los que se encuentran hasta 2 denticulos de menor tamaño, de apenas un tercio de la longitud de los de mayor tamaño. Los denticulos también se encuentran comprimidos “lateralmente” y se inclinan hacia la parte “posterior”.

En vista “aboral” la cavidad basal se localiza debajo de la cúspide, es estrecha y alargada y se extiende como un surco de escaso desarrollo por el margen “basal” de los procesos.

Discusión

SOMERVILLE (1999) señala que el elemento *Hindeodella undata* s.f. fue recuperado de varias muestras de materiales del Viseense de Irlanda (destacando las muestras de Poulmore Scarp, asociado a elementos P₁-P₂ de *K. macrodentatus*). Esta autora también resalta que

la misma asociación de elementos ha sido registrada por otros autores como AUSTIN & HUSRI (1974), en dos muestras del Grupo Leitrim del noroeste de Irlanda, o DEAN (1987) en dos muestras del Lower Limestone Group del Midland Valley de Escocia. Debido a esto, y a las características morfológicas previamente mencionadas, considera que los dos elementos pueden formar parte de una especie de *Kladognathus* distinta a la de *K. tenuis* o *K. complectens*.

***Kladognathus tenuis/complectens* (BRANSON & MEHL, 1941c) emend. REXROAD, 1981
sensu SOMERVILLE, 1999**

Elementos P₁-P₂

Lámina 2, Figuras 13-17; Lámina 3, Figura 1

Denominación morfotaxonómica: *Magnilaterella clarkei* RHODES, AUSTIN & DRUCE, 1969 (lámina 2, figuras 13, 14).

- p.1856 *Centrodus convexus* PANDER, p. 31, Lám. 2A, fig. 4 [sólo].
 1960 ‘Gen et sp. nov.’ CLARKE, pp. 16, 17, Lám. II, figs. 10, 12; Lám. III, fig. 16.
 1961 *Lonchodina? recurvata* BISCHOFF; HIGGINS, Lám. xii, fig. 12.
 *1969 *Magnilaterella clarkei* RHODES, AUSTIN & DRUCE, pp. 146, 147, Lám. 23, figs. 11-13b.
 1975 *Magnilaterella clarkei* RHODES, AUSTIN & DRUCE; HIGGINS, p. 61.
 ?1975 *Kladognathus* sp. HIGGINS, p. 57, Lám. 3, fig. 9.
 1981 *Magnilaterella clarkei* RHODES, AUSTIN & DRUCE; METCALFE, Lám. 16, figs. 5, 6.
 1987 *Kladognathus* spp. DEAN, p. 109, Lám. 4, fig. 2.
 1991 *Kladognathus* aff. *levis* (BRANSON & MEHL); STONE, pp. 43, 44, Lám. 5, fig. 9.
 1996 *Kladognathus tenuis* (BRANSON & MEHL) emend. REXROAD; SKOMPSKI, pp. 208, 209, Lám. 4, figs. 1, 2.
 p.1999 *Kladognathus tenuis/complectens* (BRANSON & MEHL) emend. REXROAD, SOMERVILLE, pp. 187, 188, Lám. 6, figs. 4-6 (elemento Pa-Pb).
 2005 *Kladognathus tenuis-complectens sensu* SOMERVILLE & SOMERVILLE; MEDINA-VAREA, SARMIENTO, RODRÍGUEZ & CÓZAR, pp. 28, 29, Lám. 1, figs. 6a, 6b, 7.
 2006 *Kladognathus tenuis/complectens* (BRANSON & MEHL) emend. REXROAD; NEMYROVSKA, PERRET-MIROUSE & WEYANT, Lám. 5, fig. 4 (elemento Pa/Pb).

Material <i>Magnilaterella clarkei</i> s.f.			
Capa	Sinestrales	Dextrales	Fragmentos
ID2/8-2		1	
Pc2356	1		1
ID2/8-3		1	2

Descripción

Elemento ramiforme bipennado caracterizado por un proceso “posterior” y un proceso “lateral”. En vista “lateral

interna” los procesos presentan unos denticulos de gran tamaño, de tipo subtriangular entre los que alternan un denticulo de mucho menor tamaño. Los denticulos son subtriangulares, redondeados y se inclinan progresivamente “posteriormente”. La barra de los procesos se encuentra comprimida “lateralmente”. En el ejemplar ID2/8-2/108 (Lám. 2, Fig. 13) se observa la curvatura del proceso “posterior” y su inclinación hacia la parte “posterior”.

En vista “aboral” se observa un surco por el margen “basal” del proceso.

Denominación morfotaxonómica: *Magnilaterella complectens* (CLARKE, 1960) (lámina 2, figura 15).

- p1900 *Prioniodus tulensis* HINDE; p. 343, Lám. 9, fig. 16.
 *1960 *Ligonodina complectens* sp. nov. CLARKE, p. 9, Lám. I, figs. 14, 15.
 p1963 *Magnilaterella* spp. REXROAD & COLLINSON, p. 17, Lám. 2, Fig. 6 [sólo].
 1969 *Magnilaterella complectens* (CLARKE); RHODES, AUSTIN & DRUCE, pp. 145, 146, Lám. 23, figs. 14a-17c.
 1975 *Magnilaterella complectens* (CLARKE); HIGGINS, p. 61, Lám. 1, figs. 10, 11.
 ?1981 *Kladognathus* sp. aff. *K. complectens* REXROAD, p. 13, Lám. 2, fig. 16 [sólo].
 1985 *Magnilaterella* sp. WEYANT & MASSA, Lám. III, figs. 12-15 (elemento Sb_β).
 ?1985 *Kladognathus* spp. REXROAD & MERRILL, Lám. 1, fig. 29 (elemento Sb₁).
 1987 *Kladognathus* spp. DEAN, pp. 108, 109, Lám. 1, fig. 1.
 1990 ?*Kladognathus complectens* (CLARKE); REXROAD & HOROWITZ, pp. 506, 507, Lám. 3, figs. 6, 7 (elemento Sb_α).
 ?1993 *Magnilaterella complectens* (CLARKE); DAVIES, AUSTIN & MOORE, Lám. 2, fig. 33 (elemento S).
 1994 *Kladognathus complectens* (CLARKE) MAPES & REXROAD; VARKER, p. 309, Lám. 2, fig. 8 (elemento Sb_α).
 p.1999 *Kladognathus tenuis/complectens* (BRANSON & MEHL); emend. REXROAD; SOMERVILLE, pp. 188, 189, Lám. 6, figs. 7-10.
 ?2009 *Kladognathus tenuis* (BRANSON & MEHL); GIBSHMAN, KABANOV, ALEKSEEV, GOREVA & MOSHKINA, Lám. 7, fig. 15.

Material <i>Magnilaterella complectens</i> s.f.	
Capa	Dextral
ID2/8-3	1

Descripción

Elemento ramiforme bipennado que en vista “lateral interna” presenta un proceso “lateral” muy corto y un proceso “posterior” que aunque alargado se suele encontrar fragmentado, formando entre ambos un ángulo de 30°. El proceso “lateral” se caracteriza por presentar un denticulo de gran tamaño, más del triple que la cúspide. Este denticulo se encuentra muy recurvado en su parte “basal”, para volverse más o menos recto hacia su ápice, el cual es muy agudo. Además, se encuentra comprimido, especialmente en su parte media teniendo una sección subredondeada hacia el ápice. El proceso “lateral” se inclina de forma marcada “aboralmente” y su margen “basal” es

cóncavo. La parte “basal” del proceso (la parte de barra) es estrecha en la zona de unión con el proceso “posterior” pero se ensancha en la zona del denticulo. Se caracteriza por presentar en su parte “interna” un margen labiado en la parte basal o callo que sigue la morfología del margen “basal” y que se desarrolla hasta la base del denticulo de mayor tamaño.

La cúspide se sitúa en el proceso “posterior”, se encuentra recurvada en su base aunque se endereza hacia su ápice, se inclina “posteriormente” y es de pequeño tamaño. “Posterior” a la cúspide se observa un denticulo de pequeño tamaño, redondeado y que se inclina “posteriormente”. El proceso “posterior” es más largo que el “lateral” aunque en los ejemplares se encuentra fragmentado. Su parte “basal” se encuentra comprimida lateralmente.

En vista “aboral” un surco estrecho y profundo se extiende por los márgenes basales de ambos procesos.

Denominación morfotaxonómica: *Magnilaterella contraria* RHODES, AUSTIN & DRUCE, 1969 (lámina 2, figuras 16, 17).

- 1941a *Ligonodina*? sp. BRANSON & MEHL; p. 171, Lám. 5, fig. 11.
 1960 Gen. novum? CLARKE, p. 15, Lám. II, fig. 8.
 p.1963 New genus and new species REXROAD & COLLINSON, pp. 21, 22, Lám. 2, fig. 2, [sólo].
 p.1964 *Magnilaterella robusta* REXROAD & COLLINSON; REXROAD & FURNISH, p. 673, Lám. 111, figs. 27, 30 [sólo].
 *1969 *Magnilaterella contraria* RHODES, AUSTIN & DRUCE, p. 147, Lám. 23, figs. 8, 18.
 1969 *Magnilaterella* sp. RHODES, AUSTIN & DRUCE, p. 149, Lám. 23, fig. 9.
 ?1973 *Magnilaterella* cf. *Magnilaterella contraria* RHODES, AUSTIN & DRUCE; BAESEMANN, p. 708, Lám. 2, fig. 2.
 p.1975 *Magnilaterella* spp. NICOLL & REXROAD, Lám. 6, figs. 11, 13 [sólo].
 1981 *Magnilaterella contraria* RHODES, AUSTIN & DRUCE; METCALFE, Lám. 16, fig. 7.
 1985 *Kladognathus* spp. REXROAD & MERRILL, Lám. 1, fig. 36 (Elemento Sb₁).
 1987 *Kladognathus* spp. DEAN, pp. 109, 110, Lám. 10, fig. 3.
 ?1987 *Magnilaterella* sp. ARMSTRONG & PURNELL, Lám. 3, fig. 3.
 1990 ?*Kladognathus complectens* (CLARKE); REXROAD & HOROWITZ, pp. 506, 507, Lám. 3, figs. 1-4.
 p.1996 *Kladognathus tenuis* (BRANSON & MEHL) emend. REXROAD; SKOMPSKI, pp. 208, 209, Lám. 4, fig. 3 [sólo].
 1999 *Kladognathus tenuis/complectens* (BRANSON & MEHL) emend. REXROAD; SOMERVILLE, p. 189, Lám. 6, figs. 11-15 (elemento Pa-Pb).
 1999 *Kladognathus tenuis/complectens* (BRANSON & MEHL) emend. REXROAD; SOMERVILLE & SOMERVILLE, Lám. 1, fig. 30.
 ?2005 *Kladognathus tenuis-complectens sensu* SOMERVILLE & SOMERVILLE; MEDINA-VAREA, SARMIENTO, RODRÍGUEZ & CÓZAR, pp. 28, 29, Lám. 1, figs. 9a, 9b.
 2006 *Kladognathus tenuis/complectens* (BRANSON & MEHL) emend. REXROAD; NEMYROVSKA, PERRET-MIROUSE &

WEYANT, Lám. 5, figs. 1, 3 (elemento Pa/Pb).

p.2009 *Kladognathus tenuis* (BRANSON & MEHL); GIBSHMAN, KABANOV, ALEKSEEV, GOREVA & MOSHKINA, Lám. 7, figs. 16, 17 [sólo].

2009 *Kladognathus tenuis* (BRANSON & MEHL); KABANOV, GIBSHMAN, BARSKOV, ALEKSEEV & GOREVA, Lám. 3, fig. 3 (elemento Pa-Pb).

Material <i>Magnilaterella contraria</i> s.f.		
Capa	Sinestral	Dextral
TZ2/4-1	1	
ID2/8-3		1

Descripción

Elemento ramiforme bipennado formado por un proceso “lateral”, fragmentado en el ejemplar TZ2/4-1/849, y un proceso “posterior” alargado. Elemento de morfología delicada, que en vista “lateral interna” tienen una parte basal de barra estrecha y comprimida “lateralmente”. En su parte “anterior” se encuentra la cúspide, redondeada e inclinada “posteriormente”. Se encuentra curvada en su parte basal enderezándose inmediatamente. Los denticulos del proceso “posterior” son de distinto tamaño, aunque éste aumenta de forma progresiva hacia los denticulos “posteriores”, siendo el penúltimo que se observa, de mayor anchura y altura que el resto de denticulos del proceso e incluso mayor que la cúspide. El último denticulo presente es de menor tamaño que el anterior. Los denticulos son redondeados y se inclinan de forma progresiva, aunque marcada, “posteriormente”.

En vista “aboral”, se observa una cavidad basal poco desarrollada y alargada entre la cúspide y el primer denticulo del proceso “posterior” que se extiende por este último como un surco estrecho.

Discusión

Este elemento se diferencia del resto de elementos de *Magnilaterella* s.f. por su morfología delicada, porque antes del denticulo de gran tamaño del proceso “posterior” hay varios denticulos de menor desarrollo, y porque todos ellos aunque se inclinan de forma progresiva hacia la parte “posterior”, ya exhiben esta tendencia desde la cúspide.

Denominación morfotaxonómica: *Magnilaterella robusta* REXROAD & COLLINSON, 1963 (lámina 2, figura 18; lámina 3, figura 1)

p.1941a *Lonchodina* sp. BRANSON & MEHL, p. 171, Lám. 5, fig. 10 [sólo].

1957 Genus indeterminate REXROAD, p. 42, Lám. 4, figs. 19-21.

1958 Genus indeterminate REXROAD, p. 26, Lám. 5, figs. 1, 2.

p.1960 Gen. et sp. nov. CLARKE, pp. 16, 17, Lám. 2, fig. 13 [sólo].

*1963 *Magnilaterella robusta* n. sp. REXROAD & COLLINSON,

pp. 14-17, Lám. 2, figs. 4, 5, 9, text-figs. 3, 4.

p.1963 *Magnilaterella* spp. REXROAD & COLLINSON, p. 17, Lám. 2, figs. 1, 3, 10 [sólo].

p.?1963 New genus and new species REXROAD & COLLINSON, p. 21, Lám. 2, figs. 7, 8 [sólo], text-figs. 5a, b.

p.1964 *Magnilaterella robusta* REXROAD & COLLINSON; REXROAD & FURNISH, p. 673, Lám. 111, fig. 28, 29, 31 [sólo].

1969 *Magnilaterella robusta* REXROAD & COLLINSON; RHODES, AUSTIN & DRUCE, p. 148, Lám. 31, figs. 25, 26.

p.?1969 *Magnilaterella* sp. RHODES, AUSTIN & DRUCE, p. 149, Lám. 23, fig. 10, Lám. 31, fig. 11 [sólo].

1971 *Magnilaterella robusta* REXROAD & COLLINSON; COLLINSON, REXROAD & THOMPSON, Figs. 1, 7, 8.

1981 *Kladognathus* spp. REXROAD, Lám. 2, figs. 27-29.

1985 *Kladognathus* spp. REXROAD & MERRILL, Lám. 1, fig. 16 (elemento Sb₁).

1986 *Kladognathus* n. sp. MAPES & REXROAD, Lám. 3, figs. 7, 8, 15 (elemento Sb).

1987 *Kladognathus tenuis* (BRANSON & MEHL); DEAN, pp. 103, 104, Lám. 10, fig. 5 (elemento Sb).

1988 *Kladognathus*, elemento Pb SWEET, pp. 82, 83, Fig. 5.31 [fila inferior, 1° elemento por la izquierda].

1990 *Kladognathus tenuis* (BRANSON & MEHL); REXROAD & HOROWITZ, pp. 505, 506, Lám. 3, figs. 25-27 (elemento Sb).

1996 *Kladognathus* spp. indet. KRUMHARDT, HARRIS & WATTS, pp. 45, 46, Lám. 5, figs. 1, 2, 4?.

1999 *Kladognathus tenuis/complectens* (BRANSON & MEHL) emend. REXROAD; SOMERVILLE, pp. 189, 190, Lám. 6, figs. 1-3.

p.2004 *Kladognathus* spp. BERMÚDEZ-ROCHAS, SARMIENTO & RODRÍGUEZ, pp. 32, 34, Lám. 2, fig. 6 [sólo] (elemento Pa-Pb).

2006 *Kladognathus tenuis/complectens* (BRANSON & MEHL) emend. REXROAD, NEMYROVSKA, PERRET-MIROUSE & WEYANT, Lám. 5, fig. 2 (elemento Pa/Pb).

Material <i>Magnilaterella robusta</i> s.f.		
Capa	Sinestrales	Dextrales
TZ2/3-2		1
TZ2/4-1	1	3
Pc2402	1	
Pc3808	2	1
Pc2769	1	

Descripción

Elemento ramiforme bipennado formado por un proceso “posterior” corto y un proceso “lateral” “más largo”. El proceso “posterior” suele estar fracturado por lo que el número de denticulos no puede ser determinado en los ejemplares. Se observa que es más o menos recto y que su altura y tamaño son menores que los del proceso “lateral” (es más delicado que el segundo). La cúspide se encuentra en posición “anterior” a este proceso, es alargada, redondeada, se curva en su parte basal dejando una concavidad en su margen “posterior” para enderezarse en su parte media y se inclina “posteriormente”. La zona de unión de ambos procesos es sinuosa y muy delicada, por lo que es normal que los

ejemplares se encuentren fracturados por esta parte y que se recuperen sin alguno de los dos procesos.

El proceso “lateral” en vista “lateral interna” es de gran tamaño, no sólo es importante la altura alcanzada por sus denticulos, sino también el tamaño de la parte de barra del proceso, que es de mayor tamaño que la del proceso “posterior” y muy gruesa. El proceso posterior se desarrolla “aboralmente” y se inclina “internamente”. Ambos procesos están separados por un ángulo de 50°. Está arqueado, de forma que su margen “basal” es cóncavo. En este elementos destacan el tamaño de sus denticulos, especialmente los centrales, los cuales son mucho mayores que la cúspide. Los denticulos son rectos, alargados y redondeados y se inclinan “interna” y “posteriormente”. En la parte de barra del proceso “lateral”, hay una superficie labiada o callo bien desarrollada en la zona “basal” que sigue la morfología del margen basal y se extiende por esta parte del proceso hacia la zona basal de los denticulos. Su mayor desarrollo se encuentra en la parte media del proceso donde se localiza el denticulo de mayor tamaño.

En vista “aboral”, la cavidad basal se localiza en la parte “anterior” del elemento entre ambos procesos, tienen una morfología en “L” y se extiende en forma de surco estrecho por el margen “basal” de los procesos.

Denominación morfotaxonómica: *Magnilaterella* spp.

<i>Material Magnilaterella</i> s.f. spp.	
Capa	Nº Ejemplares
TZ2/4-1	1
Pc3864	3
AK1/7-1	1
Pc2769	1

Discusión

En este grupo se incluyen aquellos elementos que por sus caracteres morfológicos generales pueden ser adscritos a *Magnilaterella* pero que por su estado de preservación, fundamentalmente fracturación, no pueden asignarse a ninguna de las especies morfotaxonómicas de *Magnilaterella*.

Kladognathus spp.

Elementos vicariantes de *K. tenuis/complectens* (BRANSON & MEHL, 1941c) emend. REXROAD, 1981 *sensu* SOMERVILLE 1999 y *K. macrodentata* (HIGGINS, 1961)

Elementos M

Lámina 3, Figuras 2, 3

Denominación morfotaxonómica: *Neoprioniodus peracutus* (HINDE, 1900) (lámina 3, figuras 2).

- p.*1900 *Prioniodus peracutus* HINDE, p. 343, Lám. 10, fig. 22 [sólo].
- 1953 *Prioniodus ligo* HASS, pp. 87, 88, Lám. 16, figs. 1-3.
- 1957 *Prioniodus cassilaris* (BRANSON & MEHL); BISCHOFF, pp. 46, 47, Lám. 5, figs. 27-31.
- 1960 *Neoprioniodus peracutus* (HINDE); CLARKE, p. 14, Lám. II, fig. 6.
- 1964 *Neoprioniodus peracutus* (HINDE); REXROAD & FURNISH, p. 674, Lám. 111, fig. 25.
- v1967 *Neoprioniodus peracutus* (HINDE); GLOBENSKY, p. 443, Lám. 55, figs. 18, 25.
- 1969 *Neoprioniodus peracutus* (HINDE); RHODES, AUSTIN & DRUCE, pp. 161, 162, Lám. 21, figs. 12a-15b.
- 1975 *Neoprioniodus peracutus* (HINDE); HIGGINS, p. 67, Lám. 3, figs. 1-4, 6.
- 1976 *Neoprioniodus peracutus* (HINDE); NORBY, p. 193, Lám. 20, figs. 3-5, 10-13.
- 1981 *Neoprioniodus peracutus* (HINDE); METCALFE, Lám. 18, fig. 10.
- 1982 *Neoprioniodus peracutus* (HINDE); BELKA, Lám. 2, fig. 9.
- 1985 *Kladognathus* spp; REXROAD & MERRILL, Lám. 1, fig. 27.
- 1985 *Neoprioniodus peracutus* (HINDE); WEYANT & MASSA, Lám. III, figs. 17, 18.
- 1986 *Kladognathus* n. sp. MAPES & REXROAD, Lám. 12, figs. 1, 3 (elemento M).
- p.?1987 *Kladognathus tenuis* (BRANSON & MEHL); DEAN, pp. 101, 102, Lám. 10, figs. 1, 2 (figs. 4, 6=*Neoprioniodus scitulus*?) (elemento M).
- 1987 *Cavusgnathus unicornis* (YOUNGQUIST & MILLER); ARMSTRONG & PURNELL, Lám. 1, fig. 15.
- 1990 *Kladognathus tenuis* (BRANSON & MEHL); REXROAD & HOROWITZ, pp. 505, 506, Lám. 3, figs. 31, 32 (elemento Mβ).
- 1993 *Neoprioniodus peracutus* (HINDE); DAVIES, AUSTIN & MOORE, Lám. 2, fig. 12 (elemento M).
- 1994 *Kladognathus tenuis* (BRANSON & MEHL) REXROAD; VARKER, p. 310 (elemento M).
- 1996 *Kladognathus tenuis* (BRANSON & MEHL) emend. REXROAD; SKOMPSKI, pp. 208, 209, Lám. 4, fig. 11.
- 1996 *Kladognathus tenuis* (BRANSON & MEHL); REXROAD & MERRILL, text-fig. 5.3, 5.4.
- 1996 *Kladognathus tenuis*? (BRANSON & MEHL); REXROAD & MERRILL, text-fig. 5.9.
- 1996 *Kladognathus* spp. indet. KRUMHARDT, HARRIS & WATTS; pp. 45, 46, Lám. 5, figs. 5, 6.
- 1999 Shared ramiform elements *Kladognathus tenuis/complectens* (BRANSON & MEHL), *Kladognathus macrodentata* HIGGINS SOMERVILLE, p. 191, Lám. 7, figs. 11, 13 (elemento M).
- 1999 *Kladognathus tenuis/complectens* (BRANSON & MEHL) emend. REXROAD; SOMERVILLE & SOMERVILLE, Lám. 1, fig. 28.
- p.2005 *Kladognathus tenuis-complectens sensu* SOMERVILLE & SOMERVILLE; MEDINA-VAREA, SARMIENTO, RODRÍGUEZ & CÓZAR, pp. 28, 29, Lám. 1, fig. 13 [sólo].
- p.2006 *Kladognathus tenuis/complectens* (BRANSON & MEHL) emend. REXROAD, NEMYROVSKA, PERRET-MIROUSE & WEYANT; Lám. 5, fig. 14 [Figs. 8, 11=*Neoprioniodus scitulus* (BRANSON & MEHL)].

Descripción

Elemento ramiforme dolobrado que consta de una cúspide que continúa “aboralmente” en una anticúspide y un proceso posterior.

<i>Material Neoprioniodus peracutus s.f.</i>		
Capa	Sinestrales	Dextrales
TZ2/4-1	1	5
Pc2402		3
TZ2/4-2	3	3
Pc3864	2	1
Pc3808		1
ID1/5-3		1
ID2/8-2	1	
Pc2358		2
ID2/9		2
Pc3330A		1

El ejemplar TZ2/4-2/447 (Lám. 3, Fig. 2) presenta la cúspide y anticúspide parcialmente fracturadas, aún así se puede apreciar que el margen “anterior” de la cúspide que se continúa en la anticúspide es recto, al igual que el margen “posterior” de la cúspide. La parte “posterior” de la anticúspide es recta a ligeramente convexa. La cúspide y anticúspide se encuentran comprimidas “lateralmente”. La cúspide presenta un tamaño mucho mayor que los denticúlos.

El proceso “posterior” generalmente se encuentra fracturado, pero en los ejemplares en los que se preserva es alargado y su tamaño disminuye “posteriormente”. Está curvado dirigiéndose “aboralmente” de forma que su margen basal es cóncavo, además de recurvarse “internamente”, siendo cóncavo en vista “interna”. Presenta hasta 15 denticúlos cuyo tamaño disminuye hacia el extremo distal. Los más cercanos a la cúspide se encuentran fusionados basalmente y se vuelven discretos en el resto de su longitud mientras que hacia el extremo “posterior” se encuentran fusionados en su totalidad excepto en el ápice. Son subredondeados y de sección subcircular. Se inclinan “posteriormente”, abriéndose en abanico hacia el extremo distal del proceso.

La cavidad basal, en vista “aboral” es ovalada, alargada y de escaso desarrollo y se prolonga hacia la anticúspide y hacia el proceso “posterior” en forma de surco estrecho.

Denominación morfotaxonómica: *Neoprioniodus scitulus* (BRANSON & MEHL, 1941a) (lámina 3, figura 3).

- *1941a *Prioniodus scitulus* BRANSON & MEHL, p. 173, Lám. 5, figs. 5, 6.
 1957 *Neoprioniodus scitulus* (BRANSON & MEHL); REXROAD, p. 35, Lám. 2, figs. 22, 26.
 1961 *Neoprioniodus scitulus* (BRANSON & MEHL); REXROAD & BURTON, p. 1155, Lám. 140, figs. 15-17.
 1964 *Neoprioniodus scitulus* (BRANSON & MEHL); REXROAD & FURNISH, p. 674, Lám. 111, figs. 36, 37.
 1967 *Neoprioniodus scitulus* (BRANSON & MEHL); GLOBENSKY, pp. 443, 444, Lám. 55, figs. 22, 26.

- 1969 *Neoprioniodus scitulus* (BRANSON & MEHL); RHODES, AUSTIN & DRUCE, pp. 162, 163, Lám. 22, figs. 9a-10b, 12a, b.
 1973 *Neoprioniodus scitulus* (BRANSON & MEHL); AUSTIN & ALDRIDGE, Lám. 2, fig. 3.
 1981 *Neoprioniodus scitulus* (BRANSON & MEHL); METCALFE, Lám. 18, fig. 4.
 1981 *Kladognathus* spp. REXROAD, p. 11, Lám. 2, figs. 30-32.
 ?1987 *Kladognathus tenuis* (BRANSON & MEHL); DEAN, pp. 101, 102, Lám. 10, figs. 4, 6 (elemento M).
 1988 *Kladognathus*, elemento M SWEET, pp. 82, 83, Fig. 5.31 [fila inferior, 2° elemento por la izquierda].
 1990 *Kladognathus tenuis* (BRANSON & MEHL); REXROAD & HOROWITZ, pp. 505, 506, Lám. 3, figs. 23-30 (elemento Mα).
 1993 *Neoprioniodus scitulus* (BRANSON & MEHL); DAVIES, AUSTIN & MOORE, Lám. 2, fig. 17 (elemento M).
 1996 *Kladognathus tenuis* (BRANSON & MEHL); SKOMPSKI, pp. 208, 209, Lám. 4, figs. 9, 10.
 1999 Shared ramiform elements *Kladognathus tenuis/complectens* (BRANSON & MEHL), *Kladognathus macrodentata* HIGGINS; SOMERVILLE, p. 192, Lám. 7, fig. 12.
 1999 *Kladognathus tenuis/complectens* (BRANSON & MEHL) emend. REXROAD; SOMERVILLE & SOMERVILLE, Lám. 1, fig. 29.
 2006 *Kladognathus tenuis/complectens* (BRANSON & MEHL) emend. REXROAD; NEMYROVSKA, PERRET-MIROUSE & WEYANT; Lám. 5, figs. 8, 11 [fig. 14, *Neoprioniodus peracutus* (HINDE)].
 ?2009 *Kladognathus tenuis* (BRANSON & MEHL); GIBSHMAN, KABANOV, ALEKSEEV, GOREVA & MOSCHKINA, Lám. 7, fig. 12.
 2009 *Kladognathus tenuis* (BRANSON & MEHL); KABANOV, GIBSHMAN, BARSKOV, ALEKSEEV & GOREVA, Lám. 9, fig. 2 (elemento M).

<i>Material Neoprioniodus scitulus s.f.</i>		
Capa	Sinestrales	Dextrales
TZ2/4-2	1	
ID2/8-2	1	
Pc2356	1	
ID2/8-4		1
Capa T		1

Descripción

Elemento ramiforme dolobrado que presenta una cúspide, una anticúspide y un proceso “posterior”. La cúspide es alargada, estrecha y se curva hacia su parte apical. Su tamaño es mayor que el de los denticúlos. Se encuentra comprimida “lateralmente” y se prolonga “aboralmente” en una anticúspide subtriangular, también comprimida “lateralmente”. En vista “interna”, el proceso “posterior” es convexo en su parte “anterior” pero, en los ejemplares que se encuentra entero, se vuelve subrecto hacia su extremo distal. Está comprimido “lateralmente” y presenta hasta 5 denticúlos que disminuyen de tamaño hacia la parte “posterior”, aunque su número

total no puede determinarse porque en los ejemplares el proceso “posterior” se encuentra fracturado. Los denticulos son subredondeados de sección subcircular y, aunque pueden encontrarse fusionados en su base, son discretos y están bien individualizados en gran parte de su longitud. Se inclinan de forma progresiva hacia la parte “posterior” del elemento.

En vista “aboral” la cavidad basal es subovalada y estrecha y se continúa en forma de surco por el margen “posterior” de la anticúspide y por el margen “basal” del proceso “posterior”.

Discusión

Elemento ramiforme dolobrado similar a *N. peracutus*. Se diferencian en que: (i) en vista “lateral interna” el margen “anterior” de la cúspide y anticúspide de *N. scitulus* es ligeramente cóncavo, curvándose más la parte apical de la cúspide “posteriormente” que la anticúspide, mientras que en *N. peracutus* suele ser recto, (ii) la anticúspide de *N. scitulus* suele ser menos desarrollada que la de *N. peracutus*, (iii) aunque el proceso “posterior” de ambos elementos es ligeramente cóncavo en su parte “anterior”, el resto del proceso es recto o se curva “aboralmente” de forma ligera en *N. scitulus*, mientras que en *N. peracutus* el proceso se arquea de forma marcada “aboralmente” y es más largo, y (iv) en el número de denticulos del proceso “posterior”, es menor en *N. scitulus* que en *N. peracutus*.

Muchos autores señalan que *N. peracutus* y *N. scitulus* son tan similares que se sustituirían en el aparato, siendo dos morfotipos del mismo elemento que ocupan la posición M (REXROAD, 1981; DEAN, 1987; REXROAD & HOROWITZ, 1990; SOMERVILLE, 1999).

Denominación morfotaxonómica: *Neoprioniodus* spp.

Material <i>Neoprioniodus</i> spp.		
Capa	Sinestrales	Dextrales
TZ2/4-1	1	
Pc2402	1	1
AK1/7-1		1
AK2/1		1
ID2/8-2	1	3
Pc2356	1	
ID2/8-3	1	
CapaT	1	

Discusión

Se incluyen aquí aquellos elementos neoprioniodontiformes con características de *N. peracutus* o *N. scitulus*, pero que por estar fracturados no se pueden

adscribir con certeza a ninguna de las dos especies morfotaxonómicas.

Elemento S₀

Lámina 3, Figuras 4-6

- 1957 *Hibbardella* n. sp. REXROAD, p. 31, Lám. 1, fig. 19.
 *1958 *Hibbardella milleri* REXROAD, p. 18, Lám. 2, figs. 13-16.
 1960 *Hibbardella milleri* REXROAD; CLARKE, p. 6, Lám. 1, fig. 6.
 1961 *Hibbardella milleri* REXROAD; HIGGINS, Lám. 12, fig. 7.
 1961 *Hibbardella milleri* REXROAD; REXROAD & BURTON, p. 1153, Lám. 140, figs. 3, 4.
 1964 *Hibbardella milleri* REXROAD; REXROAD & FURNISH, p. 671, Lám. 111, fig. 17.
 v1967 *Hibbardella milleri* REXROAD; GLOBENSKY, pp. 441, 442, Lám. 56, fig. 11.
 1969 *Hibbardella* (*Hibbardella*) *milleri* REXROAD; RHODES, AUSTIN & DRUCE, p. 113, Lám. 25, figs. 23a-25b.
 1975 *Hibbardella milleri* REXROAD; HIGGINS, pp. 35, 36.
 1976 *Hibbardella milleri* REXROAD; NORBY, p. 184, Lám. 20, figs. 16-20.
 1981 *Hibbardella milleri* REXROAD; METCALFE, Lám. 14, figs. 2a, b.
 1981 *Kladognathus* spp. REXROAD, Lám. 2, figs. 22, 23.
 1985 *Kladognathus* spp. REXROAD & MERRILL, Lám. 1, fig. 30.
 1986 *Kladognathus* n. sp. MAPES & REXROAD, Lám. 2, figs. 2, 4, 14 (elemento Sa).
 1987 *Kladognathus tenuis* (BRANSON & MEHL); DEAN, p. 103, Lám. 10, fig. 7.
 1988 *Kladognathus*, elemento Sa SWEET, pp. 82, 83, Fig. 5.31 [fila inferior, 1^{er} elemento por la derecha].
 1990 *Kladognathus tenuis* (BRANSON & MEHL); REXROAD & HOROWITZ, pp. 505, 506, Lám. 3, figs. 21-24 (elemento Sa).
 1992 *Kladognathus tenuis* (BRANSON & MEHL); PURNELL, pp. 39, 40, Lám. 2, figs. 2a, b.
 1993 *Hibbardella milleri* REXROAD; DAVIES, AUSTIN & MOORE, Lám. 2, fig. 32 (elemento "Sa").
 1996 *Kladognathus* spp. indet. KRUMHARDT, HARRIS & WATTS, pp. 45, 46, Lám. 5, figs. 7, 8.
 1996 *Kladognathus tenuis* (BRANSON & MEHL); SKOMPSKI, pp. 208, 209, Lám. 4, fig. 8.
 1999 Shared ramiform elements *Kladognathus tenuis/compectens* (BRANSON & MEHL), *Kladognathus macrodentata* HIGGINS; SOMERVILLE, pp. 192, 193, Lám. 7, figs. 9, 10 (elemento Sa).
 1999 *Kladognathus tenuis/compectens* (BRANSON & MEHL); SOMERVILLE & SOMERVILLE, Lám. 1, fig. 31.
 non2005 *Kladognathus tenuis-compectens sensu* SOMERVILLE & SOMERVILLE; MEDINA-VAREA, SARMIENTO, RODRÍGUEZ & CÓZAR, pp. 28, 29, Lám. 1, figs. 15a, b [sólo].
 2006 *Kladognathus tenuis/compectens* (BRANSON & MEHL) emend. REXROAD; NEMYROVSKA, PERRET-MIROUSE & WEYANT, Lám. 5, fig. 6 (elemento Sa).

Denominación morfotaxonómica: *Hibbardella milleri* REXROAD, 1958.

Descripción

Elemento ramiforme alado constituido por una gran cúspide central y dos procesos “laterales” cortos y un proceso “posterior”. Los procesos “laterales”, en vista “posterior”, presentan una parte basal que se inclina

Material <i>Hibbardella milleri</i> s.f.	
Capa	Nº ejemplares
Pc2402	1
TZ2/4-2	1
Pc3864	1
Pc2769	1
ID2/8-4	1

“posteriormente” enderezándose hacia su margen “oral” (=dorsal). Sus extremos distales son de tipo espatulado. Presentan de 2 a 3 denticulos en cada proceso, de sección subredondeada, curvados (margen “anterior” convexo y margen “posterior” cóncavo) y en cuyo último tercio se inclinan “posteriormente”. El denticulo de mayor tamaño (ligeramente mayor que la mitad de la cúspide) se localiza en la parte media o el extremo distal de los procesos. La estructura de los procesos y denticulos tiene, en general, una forma muy convexa tanto en vista “anterior”, como “lateral”. Los denticulos más pequeños se sitúan a ambos lados de la cúspide en una posición ligeramente más avanzada hacia la zona “anterior” que la cúspide.

La cúspide, alargada, estrecha, y de gran tamaño, se localiza en la confluencia de los tres procesos. Es de sección transversal redondeada y se curva desde su base al ápice de forma ligera, siendo su margen “posterior” cóncavo y el “anterior” convexo. Se inclina “posteriormente”.

El proceso “posterior” es alargado y delicado por, lo que suele hallarse roto. Es de sección subrectangular a subtriangular, ligeramente comprimido “lateralmente” y presenta, en los ejemplares, por lo menos 3 denticulos pequeños y subredondeados que se inclinan “posteriormente”. Aunque se conoce por la literatura que también posee una denticulación de tipo hindeodélido, esta característica no se ha podido observar en los ejemplares estudiados.

En vista “aboral”, la cavidad basal es amplia y se localiza debajo de la cúspide. Se extiende por el margen basal de los tres procesos en forma de surco estrecho, y deja una superficie labiada en la zona de confluencia de los mismos.

Elementos S

Lámina 3, Figuras 7-10

Denominación morfotaxonómica: *Ligonodina levis* BRANSON & MEHL, 1941b (lámina 3, figura 7).

p.1856 *Prioniodus tulensis* PANDER, p. 30, Lám. 2A, fig. 19 (sólo).

*1941b *Ligonodina levis* BRANSON & MEHL, p. 185, Lám. 6, fig. 10.

1957 *Ligonodina levis* BRANSON & MEHL; BISCHOFF, p. 30, Lám. 5, figs. 8, 9; Lám. 6, fig. 25.

1957 *Ligonodina obunca* REXROAD, p. 32, Lám. 1, figs. 22, 23.

1958 *Ligonodina obunca* REXROAD; REXROAD, p. 21, Lám. 3, figs. 7, 8.

?1960 *Ligonodina ultima* CLARKE, p. 12, Lám. II, figs. 9, 11.

1961 *Ligonodina levis* BRANSON & MEHL; REXROAD & BURTON, p. 1154, Lám. 141, figs. 7, 8.

1963 *Ligonodina levis* BRANSON & MEHL; REXROAD & COLLINSON, p. 11, Lám. 2, figs. 24, 25.

1964 *Ligonodina levis* BRANSON & MEHL; REXROAD & FURNISH, p. 672, Lám. 111, fig. 38.

v1967 *Ligonodina levis* BRANSON & MEHL; GLOBENSKY, p. 442, Lám. 36, fig. 16.

1969 *Ligonodina levis* BRANSON & MEHL; RHODES, AUSTIN & DRUCE, p. 134, 135, Lám. 26, figs. 15, a, b, 17a-19b.

1973 *Ligonodina levis* BRANSON & MEHL; AUSTIN & ALDRIDGE, Lám. 1, fig. 14.

1975 *Ligonodina levis* BRANSON & MEHL; NICOLL & REXROAD, Lám. 6, fig. 14.

1980 *Ligonodina roundyi* HASS; METCALFE, p. 307, Lám. 37, fig. 12.

1980 *Ligonodina levis* BRANSON & MEHL; BELKA, Lám. 2, fig. 6.

?1981 *Ligonodina levis* BRANSON & MEHL; METCALFE, Lám. 15, fig. 10.

1981 *Kladognathus tenuis* (BRANSON & MEHL); REXROAD, p. 13, Lám. 2, figs. 19-21 (elemento Sc, morfotipo β).

1985 *Ligonodina levis* BRANSON & MEHL; WEYANT & MASSA, Lám. III, figs. 19-21.

1987 *Kladognathus tenuis* (BRANSON & MEHL); DEAN, pp. 106, 107, Lám. 10, fig. 9.

1987 *Ligonodina roundyi* (HASS); ARMSTRONG & PURNELL, Lám. 2, fig. 18.

?1987 *Ligonodina* sp. ARMSTRONG & PURNELL, Lám. 2, fig. 17.

?1988 *Kladognathus*, elemento Sc SWEET, pp. 82, 83, Fig. 5.31 (fila inferior, elemento central).

?1990 *Kladognathus tenuis* (BRANSON & MEHL); REXROAD & HOROWITZ, pp. 505, 506, Lám. 3, fig. 19 (elemento Scβ).

1993 *Ligonodina levis* BRANSON & MEHL; DAVIES, AUSTIN & MOORE, Lám. 2, fig. 28 (elemento S).

1994 *Kladognathus tenuis* (BRANSON & MEHL) REXROAD; VARKER, p. 309 (elemento Scβ).

1996 *Kladognathus tenuis* (BRANSON & MEHL); REXROAD & MERRILL, text-figs. 5.7, 5.8 (elemento Sb).

1996 *Kladognathus tenuis* (BRANSON & MEHL) emend. REXROAD; SKOMPSKI, pp. 208, 209, Lám. 4, fig. 6.

1999 Shared ramiform elements *Kladognathus tenuis/com- plectens* (BRANSON & MEHL), *Kladognathus macroden- tata* HIGGINS; SOMERVILLE, pp. 194, 195, Lám. 7, figs. 16, 17 (elemento Sc).

2004 *Kladognathus* spp. BERMÚDEZ-ROCHAS, SARMIENTO & RODRÍGUEZ, pp. 32, 34, Lám. 2, fig. 7 (elemento Sc?).

2006 *Kladognathus tenuis* (BRANSON & MEHL) emend. REXROAD; NEMYROVSKA, PERRET-MIROUSE & WEYANT, Lám. 5, fig. 10 (elemento Sc).

Material <i>Ligonodina levis</i> s.f.		
Capa	Sinestrales	Dextrales
TZ2/4-2	1	
ID2/8-2	1	
Capa T		1

Descripción

Elemento ramiforme bipennado formado por un proceso “posterior”, cúspide central y un proceso “anterior” curvado. Este último proceso es corto, se desarrolla “interna” y “aboralmente” y, al estar arqueado, es cóncavo en vista “lateral interna” y convexo en vista “lateral externa”. Los denticulos son redondeados, discretos, cóncavos en vista “interna” y se inclinan, especialmente sus ápices, “interna” y “posteriormente”. El denticulo situado en el extremo distal del proceso es el de mayor tamaño. Es recto, se inclina “posteriormente” y se encuentra formando un ángulo recto a obtuso con la prolongación “aboral” del proceso “anterior”, con lo que ambos presentan una morfología de “pinza”.

La cúspide es marcadamente más grande que los denticulos. De sección subredondeada, se inclina “posteriormente”, y se encuentra curvada en toda su longitud hacia la parte “posterior” del elemento, de forma que su margen “posterior” es cóncavo.

El proceso “posterior” se encuentra comprimido “lateralmente” y es de sección subcuadrangular. Es más largo que el proceso “anterior” pero suele encontrarse fracturado por ser delicado. Presenta una denticulación de tipo hindeodélido, con denticulos de mayor tamaño (pero siempre más pequeños que la cúspide) entre los que alternan otros mucho más pequeños (de 1 a 4).

En vista “aboral” la cavidad basal se localiza debajo de la cúspide, es alargada y estrecha y presenta una superficie de tipo labiado o callo que se desarrolla por el margen “basal” de la cúspide y al principio de cada proceso. La cavidad basal se prolonga por ambos procesos en forma de surco estrecho.

Denominación morfotaxonómica: *Ligonodina tenuis* BRANSON & MEHL, 1941a (lámina 3, figura 8).

- *1941a *Ligonodina tenuis* BRANSON & MEHL, p. 170, Lám. 5, figs. 13, 14.
 1957 *Ligonodina hamata* REXROAD, p. 32, Lám. 1, figs. 34, 35.
 1958 *Ligonodina hamata* REXROAD; REXROAD, p. 21, Lám. 3, figs. 9-14.
 1960 *Ligonodina tulensis* (PANDER); CLARKE, p. 11, Lám. II, fig. 4.
 1961 *Ligonodina obunca* REXROAD; HIGGINS, Lám. Xi, fig. 9.
 1961 *Ligonodina hamata* REXROAD; REXROAD & BURTON, p. 1154, Lám. 141, figs. 5, 6.
 ?1961 *Ligonodina* n. sp.? REXROAD & BURTON, pp. 1154, 1155, Lám. 141, figs. 2-4.
 1964 *Ligonodina tenuis* BRANSON & MEHL; REXROAD & FURNISH, p. 672, p. 111, fig. 40.
 v1967 *Ligonodina tenuis* BRANSON & MEHL; GLOBENSKY, p. 442, Lám. 56, figs. 13, 14.
 1969 *Ligonodina tenuis* BRANSON & MEHL; RHODES, AUSTIN & DRUCE, p. 138, Lám. 31, figs. 4, 16.
 ?1969 *Ligonodina tulensis* (PANDER); RHODES, AUSTIN & DRUCE, p. 139, Lám. 31, fig. 9.
 1973 *Ligonodina* sp. AUSTIN & ALDRIDGE, Lám. 1, fig. 13, Lám. 2, fig. 5.
 p.?1975 *Ligonodina levis* BRANSON & MEHL, NICOLL &

- REXROAD, Lám. 16, fig. 15 [sólo].
 1975 *Ligonodina tenuis* BRANSON & MEHL; HIGGINS, p. 59.
 1981 *Kladognathus tenuis* (BRANSON & MEHL); REXROAD, p. 13, Lám. 2, figs. 19, 21, 24-26.
 1985 *Kladognathus* spp. REXROAD & MERRILL, Lám. 1, figs. 11, 20, 22, 31.
 1987 *Kladognathus tenuis* (BRANSON & MEHL); DEAN, pp. 104-106, Lám. 10, fig. 8.
 1992 *Kladognathus tenuis* (BRANSON & MEHL); PURNELL, pp. 39, 40, Lám. 8, fig. 3 (elemento Sc_a).
 1993 *Ligonodina tenuis* BRANSON & MEHL; DAVIES, AUSTIN & MOORE, Lám. 2, fig. 34 (elemento S).
 1996 *Kladognathus tenuis* (BRANSON & MEHL); REXROAD & MERRILL, text-fig. 5.5 (elemento Sc).
 1996 *Kladognathus tenuis* (BRANSON & MEHL) emend. REXROAD; SKOMPSKI, pp. 208, 209, Lám. 4, fig. 5.
 1996 *Kladognathus* spp. indet. KRUMHARDT, HARRIS & WATTS, pp. 45, 46, Lám. 5, figs. 9, 10.
 1999 Shared ramiform elements *Kladognathus tenuis/complectens* (BRANSON & MEHL), *Kladognathus macrodentata* HIGGINS; SOMERVILLE, pp. 193, 194, Lám. 7, figs. 14, 15 (elemento Sc).
 1999 *Kladognathus tenuis/complectens* (BRANSON & MEHL) emend. REXROAD; SOMERVILLE & SOMERVILLE, Lám. 1, fig. 27.
 p.2005 *Kladognathus tenuis-complectens sensu* SOMERVILLE & SOMERVILLE; MEDINA-VAREA, SARMIENTO, RODRÍGUEZ & CÓZAR, pp. 28, 29, Lám. 1, figs. 16, 17.
 2006 *Kladognathus tenuis/complectens* (BRANSON & MEHL); emend. REXROAD; NEMYROVSKA, PERRET-MIROUSE & WEYANT, Lám. 5, figs. 7, 9 (elemento Sc).
 2009 *Kladognathus tenuis* (BRANSON & MEHL); GIBSHMAN, KABANOV, ALEKSEEV, GOREVA & MOSHKINA, Lám. 7, fig. 14.
 2009 *Kladognathus tenuis* (BRANSON & MEHL); KABANOV, GIBSHMAN, BARSKOV, ALEKSEEV & GOREVA, Lám. 3, fig. 1.

Material <i>Ligonodina tenuis</i> s.f.		
Capa	Sinestrales	Dextrales
TZ2/4-1	1	1
Pc3864		1
Pc3808		1
ID2/8-2	1	
ID2/8-3		1

Descripción

Elemento ramiforme bipennado que presenta una cúspide, un proceso “anterior” y un proceso “posterior”. En vista “lateral interna” el proceso “anterior” es corto, está comprimido “anteroposteriormente” y presenta hasta 3 denticulos. Estos denticulos son redondeados, de sección subcircular a subovalada y son cóncavos en vista “interna”, enderezándose hacia sus ápices.

El proceso “posterior” es alargado, está comprimido “lateralmente” y en todos los ejemplares se encuentra fracturado. Presenta una denticulación de tipo hindeodélido que se caracteriza por una alternancia de denticulos grandes entre los que se sitúan de 2 a 3 denticulos más pequeños.

Los denticulos son redondeados de sección subcircular y se inclinan hacia la parte “posterior” del elemento.

La cúspide es alargada, redondeada, de sección subcircular y es mucho más grande que los denticulos. Se inclina hacia la parte “posterior” del elemento. Su margen “anterior” es ligeramente convexo y su margen “posterior” es cóncavo.

En vista “aboral” la cavidad basal se sitúa debajo de la cúspide, es subovalada y pequeña. Se extiende por el margen “basal” de ambos procesos como un surco estrecho. Presenta una superficie labiada cuyo máximo desarrollo se localiza sobre la cavidad basal, extendiéndose y estrechándose hacia el extremo distal del proceso anterior y hacia la parte media del proceso posterior.

Discusión

Los ejemplares de *L. tenuis* se diferencia de los de *L. levis* en que: (i) la cúspide de *L. tenuis* se curva en su base, es cóncava en vista “lateral interna”, para enderezarse hacia su ápice, siendo su último tercio bastante recto, mientras que en *L. levis*, la cúspide está curvada en toda su longitud y, (ii) *L. levis* se caracteriza por la morfología en pinza del denticulo distal del proceso “anterior” con la prolongación “aboral” del proceso “anterior” respecto del denticulo.

Se observan hasta 3 denticulos en los elementos enteros, pero como la mayoría se encuentran fracturados, no se descarta un número mayor de denticulos en este proceso.

Denominación morfotaxonómica: *Ligonodina* spp. (lámina 3, figuras 9, 10)

Discusión

Ligonodina tenuis s.f. y *L. levis* s.f., son ligonodínidos muy similares, que como se observa en PURNELL (1993) podrían formar parte de la serie de transición simétrica de los elementos S de *Kladognathus*, como formas extremas. Debido a esto, hay ejemplares de ligonodínidos que pueden poseer características comunes a ambas especies con lo que resulta difícil su adscripción a una de ellas. En este grupo se incluyen aquellos elementos que siendo ligonodínidos de *Kladognathus* no se han podido determinar específicamente por esta razón. Se incluyen también los que al encontrarse fracturados no se han podido observar las características que permiten diferenciar los elementos discretos de ambas especies o cuando sólo se han recuperado fragmentos del proceso “posterior”. En la Lámina 3 se ilustran dos fragmentos de proceso “posterior” de elementos S (Figs. 9 y 10) con la típica denticulación de hindeodélido, en la que hasta 4 denticulos de menor tamaño alternan con otros de gran tamaño. Estos denticulos son subredondeados, discretos y se inclinan “posteriormente”. La barra del proceso es estrecha y presenta un surco en su parte basal.

Material <i>Ligonodina</i> s.f. spp.			
Capa	Sinestrales	Dextrales	Fragmentos
TZ3/3-1	1		
TZ2/4-1		1	13
Pc2402			5
TZ2/4-2		2	11
Pc3864		1	2
Pc3808			2
ID1/5-3			1
ID2/8-2	1		9
Pc2356			5
ID2/8-3	4	1	21
Pc2358		1	1
ID2/9			2
Pc3372		1	
CapaN			1
CapaT	1		

Fragmentos de elementos como estos fueron descritos e ilustrados por PANDER (1865) bajo el nombre *Centroodus simplex* PANDER (p. 31, Lám. 2A, figs. 2, 3, 5, 6) *Centroodus duplicatus* PANDER (p. 31, Lám. 2A, figs. 7, 8) y *Priodontodus tulensis* (p. 30, Lám. 2A, figs. 18, 20, sólo).

Orden Ozarkodinida DZIK, 1976

Los ozarkodínidos, según SWEET (1988) presentan un rango estratigráfico bastante amplio, ya que las formas más antiguas que se conocen son de finales del Ordovícico Medio y las más modernas de principios del Triásico. SWEET (1988) incluye dentro de este orden 12 familias y considera que la familia Spathognathodontidae es de la que evolucionan todas las demás (Fig. 6.7). Los representantes de este orden presentan un aparato con seis a siete tipos morfológicos (sexi a septimembrado), que se caracteriza por encontrarse sus posiciones P ocupadas por elementos pectiniformes carminados y angulados.

SWEET (1988), a partir tanto de estudios de diversos autores como propios, distingue tres líneas de desarrollo que originaron las diversas familias de este orden:

1.- Una primera línea de desarrollo es la que afectó a la cavidad basal de los elementos P₁, la cual se expandió y migró hacia el extremo “posterior”, modificación que se produjo en dos fases.

En la primera, que tuvo lugar entre principios del Silúrico y finales del Devónico Medio, surgieron tres familias de ozarkodínidos, la familia Kockellidae (principios del Silúrico), la familia Polygnathidae (Praguense, Devónico Inferior) y la familia Palmatolepidae (finales del Devónico Medio).

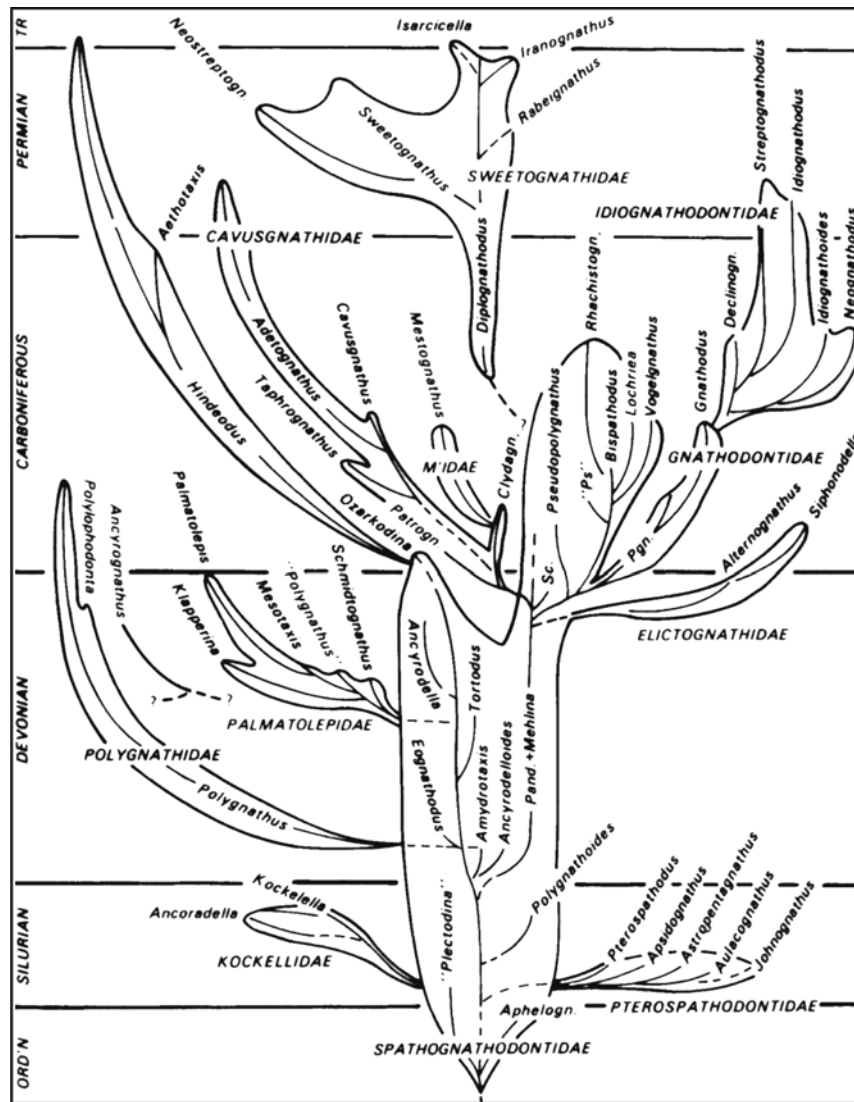


Figura 6.7.- Familias y géneros del Orden Ozarkodinina. Pand.: Pandorinellina; Sc.: Scaphignathus; Pgn.: Protognathodus; Ps.: Pseudopolygnathus; M'IDAE: Mestognathidae (SWEET, 1988).

2.- El segundo tipo de modificación que sufren los elementos P_1 es la expansión lateral hacia la mitad de la longitud total del elemento, formándose pliegues lobulados. En algunos casos estas expansiones aumentaron su longitud, e incluso desarrollaron ornamentación en su parte “oral” que se correspondería con el desarrollo de nuevos procesos primarios e incluso secundarios como los que se pueden observar en elementos pastinados y estelados. Estos rasgos son característicos de la familia Pterospathodontidae del Silúrico.

3.- Por último, durante el Devónico y Carbonífero, se desarrolló una nueva modificación evolutiva que afectó, entre otros taxones, a especies de *Bispathodus* y sus derivados. Según SWEET (1988), la cavidad basal de las nuevas formas es como la de los ozarkodínidos tempranos, pero se diferencia en el desarrollo de filas subparalelas de denticulos en su superficie “oral”. Presentan una fila principal que se extiende longitudinalmente a lo largo de todo el elemento formando en el extremo “anterior” una lámina de una única fila, la cual se encuentra flanqueada a ambos lados por una fila se-

cundaria más corta. Las diferentes modificaciones de este patrón básico llevaron al desarrollo de las familias Gnathodontidae y Cavusgnathidae.

DONOGHUE *et al.* (2008) consideran que su Suborden Ozarkodinina, equivalente al Orden Ozarkodinida de SWEET (1988), es un clado consistente, pero no apoyan la hipótesis de SWEET (1988) de que *Plectodina* sea el miembro más primitivo del clado, aunque sí es consistente con que *Yaoxianognathus* se encuentre entre los más primitivos. Como se menciona anteriormente, SWEET (1988) considera a los miembros de la familia Spathognathodontidae, y en concreto a *Ozarkodina*, como el grupo raíz (“rootstock”) del que habrían derivado los otros ozarkodínidos. Según DONOGHUE *et al.* (2008) para confirmar esta hipótesis, cladísticamente las distintas especies de *Ozarkodina* se tendrían que resolver como sucesivos taxones hermanos de taxones más derivados del clado. Algunas especies del género *Ozarkodina* se resuelven de esta forma pero otras como *O. excavata* y *O. hassi* no lo hacen (Fig. 6.1), por lo que estos autores consideran que el género *Ozarkodina*,

tal y como se considera actualmente sería un grupo polifilético, siguiendo a MURPHY *et al.* (2004). Estos últimos autores ya señalan que muchos de los taxones de la Familia Spathognathodontidae del Silúrico Superior-Devónico Inferior, e incluidos por SWEET (1988) dentro del género *Ozarkodina*, actualmente son considerados como géneros distintos a este último, como por ejemplo los géneros *Wurmiella* (especie tipo: *Ozarkodina excavata* subespecie *tuma* MURPHY & MATTI) o *Zieglerodina* (especie tipo: *Spathognathodus remscheidensis* ZIEGLER) reconocidos por estos autores. De hecho, MURPHY *et al.* (2004) reconocen hasta cinco clados dentro de los spathognathodontideos con rango de género para materiales del Prídoli (Silúrico) y que cruzan al Lockhoviense (Devónico), restringiendo a su vez, el género *Ozarkodina* a aquellas formas estrechamente relacionadas a la especie *O. typa* BRANSON & MEHL. Aunque DONOGHUE *et al.* (2008) coinciden con MURPHY *et al.* (2004) en que *Ozarkodina* es un grupo polifilético, no comparten la asignación generica realizada por MURPHY *et al.* (2004). En todo caso, los trabajos tanto de MURPHY *et al.* (2004) como DONOGHUE *et al.* (2008) señalan que el grupo de los Spathognathodontidae presenta una diversidad genérica mayor y también unas relaciones evolutivas más complejas que las indicadas por SWEET (1988).

Respecto a los palmatolépidos, DONOGHUE *et al.* (2008) no pueden situar su posición precisa, pero ninguno de sus análisis apoya la hipótesis de que derivan de *Ozarkodina*, sino que se encontrarían más estrechamente relacionados con *Polygnathus*. Este último género, a su vez, podría haberse originado de *Eognathodus* según MURPHY *et al.* (2004).

Según SWEET (1988), otros miembros ancestrales de los Spathognathodontidae también habrían evolucionado de *Ozarkodina* como *Pandorinellina*, a su vez ancestro de *Clydagnathus*, o *Mehlina*, que podría haberse originado de *Ozarkodina* o *Pandorinellina* y que a su vez sería el ancestro de *Dinodus* y *Bispathodus* (este último ancestro de *Gnathodus* y *Sweetognathus*). Los árboles filogenéticos obtenidos por DONOGHUE *et al.* (2008) no son compatibles con esta hipótesis, pero indican una relación próxima de los taxones anteriores con su grupo Polygnathidae, en el que incluyen a *Pandorinellina* (un spathognathodontideo para MURPHY *et al.* (2004).

DONOGHUE *et al.* (2008) señalan que su Orden Ozarkodinina sería una combinación de las superfamilias Polygnathacea, Palmatolepidacea y Gondolellacea de DZIK (1991). Para este último autor, el miembro basal del grupo sería *Ozarkodina*, lo que no es inconsistente con el clado (*Ozarkodina excavata* + *Yaoxinanognathus*) de DONOGHUE *et al.* (2008), propuesto por éstos como el clado más primitivo, pero al considerar los últimos autores, según sus resultados, el género *Ozarkodina* como un grupo polifilético, no favorece esta hipótesis.

Familia Anchignathodontidae CLARK, 1972

Los representantes incluidos por SWEET (1988) en esta familia presentan un aparato conodontal seximembrado con elementos P₁ carminados, elementos P₂ angulados con procesos relativamente cortos y elementos S₀ alados que carecen de proceso “posterior”. Dentro de los Anchignathodontideos, sólo hay una especie adscrita al género *Aethotaxis*, mientras que el resto de especies se incluyen dentro del género *Hindeodus*.

Su rango estratigráfico se extiende desde principios del Misisípico, hasta principios del Triásico (SWEET, 1988).

Género *Hindeodus* REXROAD & FURNISH, 1964

Especie tipo: *Trichonodella imperfecta* REXROAD, 1957 por designación original (sinónimo para el elemento S₀ de *Hindeodus cristula* (YOUNGQUIST & MILLER, 1949).

1964 *Hindeodus* REXROAD & FURNISH, p. 671.

1970 *Anchignathodus* SWEET, p. 221.

1973 *Ozarkodina* BAESEMAN p. 704.

1976 *Ozarkodina* NORBY, p. 160

1981 *Hindeodus* REXROAD, p. 9.

Diagnosis según NORBY (1976), BAESEMAN (1973), REXROAD (1981) y SWEET (1988)

El aparato es seximembrado (STONE, 1991; SWEET & CLARKE, 1981, SWEET, 1988) a septimembrado (BAESEMANN, 1973; NICOLL *et al.*, 2002) constituido por 2 elementos P₁ spathognathodontidos (en este caso *Spathognathodus cristula* s.f. YOUNGQUIST & MILLER, 1949), 2 elementos P₂ ozarkodinidos (*Ozarkodina curvata* s.f. REXROAD, 1958), 2 elementos M neoprioniodontidos (*Neoprioniodus camurus* s.f. REXROAD, 1957), 1 elemento S₀ trichonodélido (*Trichonodella imperfecta* s.f. REXROAD, 1957), elementos S de dos tipos “Sb”, posible S₁, bipennados en número desconocido (*Falcodus? alatoides* s.f. REXROAD & BURTON, 1961) y elementos “Sc” hindeodélidos, también en número desconocido (*Hindeodella* sp. s.f. REXROAD & FURNISH, 1964) y, en caso de tratarse de un aparato septimembrado, un elemento “Sd”.

Discusión

REXROAD & FURNISH (1964) definen y describen el género *Hindeodus*, constituido por dos especies morfotaxonómicas, *Hindeodus imperfectus* (REXROAD) (= *Trichonodella imperfecta* REXROAD) e *Hindeodus alatoides* (REXROAD & BURTON) (= *Falcodus? alatoides* REXROAD & BURTON). Aunque no realizan una reconstrucción multielemental del aparato de *Hindeodus*, en ese mismo trabajo, basado en material de la Formación Pella (Mi-

sisípico) de Iowa (E.E.U.U.), registraron e ilustraron el resto de los elementos del aparato de *Hindeodus* bajo los nombres de *Spathognathodus cristula* YOUNGQUIST & MILLER; *Ozarkodina curvata* REXROAD, *Neoprioniodus camurus* REXROAD, e *Hindeodella* sp. REXROAD & FURNISH. BAESEMANN (1973), a partir de material del Pensilvánico, describió por primera vez en términos multielementales al género, aunque asignó el aparato al género *Ozarkodina*, en concreto a *Ozarkodina minuta* (ELLISON). Posteriormente, NORBY (1976) reconstruyó el aparato de la especie *cristula*, de edad Misisípico, constituido por elemento "Pa" de tipo spathognathodontiforme, elemento "Pb" ozarkodiniforme, elemento M neospathognathodontiforme/synprioniodiniforme y una serie de transición simétrica de elementos S de tipo hindeodeliforme/hindeodontiforme incluyéndolo también dentro del género *Ozarkodina*.

SWEET (1988) observa que la especie más joven del linaje de *Hindeodus cristula*, *H. typicalis* (SWEET) previamente asignada por SWEET (1970) a la especie *Anchignathodus typicalis* SWEET y la especie *Ellisonia teichertii* SWEET, presentaban un arquitectura del aparato conodontal similar a otras especies de *Hindeodus* en un sentido multielemental (ya indicado en SWEET, en ZIEGLER, 1977).

REXROAD & THOMPSON (1979) estudiaron las distintas especies morfotaxonómicas de *Spathognathodus* s.f. BRANSON & MEHL registradas en las formaciones del Misisípico de la Cuenca de Illinois para reconstruir su posible filogenia. Consideraron que "*Spathognathodus cristula*" (elemento P₁ del aparato de *Hindeodus cristula* YOUNGQUIST & MILLER) habría derivado de las formas menos alargadas de *Spathognathodus pulchra* en el Merameciense (Misisípico), siendo su primer registro en la zona del Mississippi Valley, a techo de la Caliza de St. Louis (en una localidad en Illinois) o ya más generalizadamente en la Caliza de Ste. Genevieve (Fig. 6.8). En otras áreas como Kansas (E.E.U.U.) o Bélgica, "*Spathognathodus cristula*" presenta un primer registro más antiguo como mencionan REXROAD & THOMPSON (1979) y que, junto con el control ejercido por factores ecológicos observado en su distribución, los autores consideraron que podría haber evolucionado de "*Spathognathodus pulchra*" ya desde los tiempos de la Caliza Burlington de la Cuenca de Illinois, o en el intervalo entre ésta y la Caliza St. Louis. Posteriormente, REXROAD, en REXROAD (1981), ya trata los elementos "Pa" (=P₁) *Spathognathodus cristula* en sentido multielemental, incluyéndolos dentro del aparato multielemental de *Hindeodus cristula*, el cual, según la diagnosis del autor, estaría compuesto por el elemento "Pa" *Spathognathodus cristula*, el elemento "Pb" *Ozarkodina curvata*, el elemento M *Neoprioniodus camurus*, el elemento "Sa" *Trichonodella imperfecta*, el elemento "Sb" *Falcodus? alatooides* y el elemento "Sc" *Hindeodella* sp. de REXROAD & FURNISH.

SWEET (1988) destaca el amplio rango estratigráfico de *Hindeodus* representado por especies del Carbonífero, Pérmico y principios del Triásico asignadas a este género.

Hindeodus cristula (YOUNGQUIST & MILLER, 1949)

Elemento P₁

Lámina 3, Figuras 11, 12

- *1949 *Spathognathodus cristula* YOUNGQUIST & MILLER, p. 621, Lám. 101, figs. 1-3.
- 1957 *Spathognathodus cristula* YOUNGQUIST & MILLER; REXROAD, p. 38, Lám. 3, figs. 16, 17.
- 1958 *Spathognathodus cristula* YOUNGQUIST & MILLER; REXROAD, p. 25, Lám. 6, figs. 3, 4.
- 1960 *Spathognathodus minuta?* (ELLISON); CLARKE, p. 20, Lám. III, figs. 12, 14.
- 1961 *Spathognathodus cristula* YOUNGQUIST & MILLER; REXROAD & BURTON, p. 1156, Lám. 141, fig. 9.
- 1964 *Spathognathodus cristula* YOUNGQUIST & MILLER; REXROAD & FURNISH, p. 674, Lám. 111, fig. 15.
- v1967 *Spathognathodus cristula* YOUNGQUIST & MILLER; GLOBENSKY, p. 447, Lám. 57, figs. 15, 16.
- 1969 *Spathognathodus cristulus* YOUNGQUIST & MILLER; RHODES, AUSTIN & DRUCE, pp. 227, 338, Lám. 8, figs. 14a-18d.
- 1971 *Spathognathodus cristulus* YOUNGQUIST & MILLER; COLLINSON, REXROAD & THOMPSON, fig. 8.
- 1976 *Ozarkodina cristula* (YOUNGQUIST & MILLER); NORBY, p. 160, Lám. 15, figs. 9-12 (elemento P).
- 1981 *Hindeodus cristula* (YOUNGQUIST & MILLER); REXROAD, p. 10, Lám. 2, figs. 1, 2.
- 1981 *Spathognathodus cristulus* YOUNGQUIST & MILLER; METCALFE, Lám. 8, figs. 6a-e.
- v1982 *Hindeodus cristulus* (YOUNGQUIST & MILLER); VON BITTER & PLINT-GEERL, p. 200, Lám. 4, figs. 18, 19; Lám. 5, fig. 12 (elemento Sp).
- 1985 *Hindeodus* cf. *cristulus* (YOUNGQUIST & MILLER); VARKER & SEVASTOPULO, p. 194, Lám. 5.2, fig. 20.
- 1985 *Hindeodus cristula* YOUNGQUIST & MILLER; REXROAD & MERRILL, Lám. 1, fig. 32.
- 1987 *Hindeodus cristula* (YOUNGQUIST & MILLER); VON BITTER & PLINT, pp. 358, 359, fig. 3.11.
- 1987 *Hindeodus cristulus* (YOUNGQUIST & MILLER); DEAN, pp. 73-76, Lám. 8, figs. 1, 2.
- 1987 *Hindeodus cristulus* (YOUNGQUIST & MILLER); ARMSTRONG & PURNELL, Lám. 2, fig. 14.
- 1988 *Hindeodus cristulus* (YOUNGQUIST & MILLER); SWEET, pp. 116, 117, Fig. 5.54 (2ª fila, 1º elemento por la izquierda).
- 1990 *Hindeodus cristula* (YOUNGQUIST & MILLER); REXROAD & HOROWITZ, pp. 502-504, Lám. 1, figs. 36-42.
- 1991 *Hindeodus cristula* (YOUNGQUIST & MILLER); STONE, pp. 12, 13, Lám. 1, figs. 1, 2, 5, 8.
- ?1993 *Hindeodus cristula* (YOUNGQUIST & MILLER); DAVIES, AUSTIN & MOORE, Lám. 2, fig. 11.
- 1996 *Hindeodus cristulus* (YOUNGQUIST & MILLER); SKOMPSKI, Lám. 5, fig. 15.
- 1999 *Hindeodus cristula* (YOUNGQUIST & MILLER); SOMERVILLE, Lám. 4, figs. 6, 7 (elemento "Pa").
- 1999 *Hindeodus cristula* (YOUNGQUIST & MILLER); SOMERVILLE & SOMERVILLE, Lám. 1, fig. 4.
- 2005 *Hindeodus cristula* (YOUNGQUIST & MILLER); MEDINA-VAREA, SARMIENTO, RODRÍGUEZ & CÓZAR, pp. 34, 36, Lám. 2, figs. 15-18.
- 2006 *Hindeodus cristulus* (YOUNGQUIST & MILLER); NEMYROVSKA, PERRET-MIROUSE & WEYANT, Lám. 6, figs. 1, 2 (elemento "Pa").
- 2009 *Hindeodus cristulus* (YOUNGQUIST & MILLER); GIBSH-

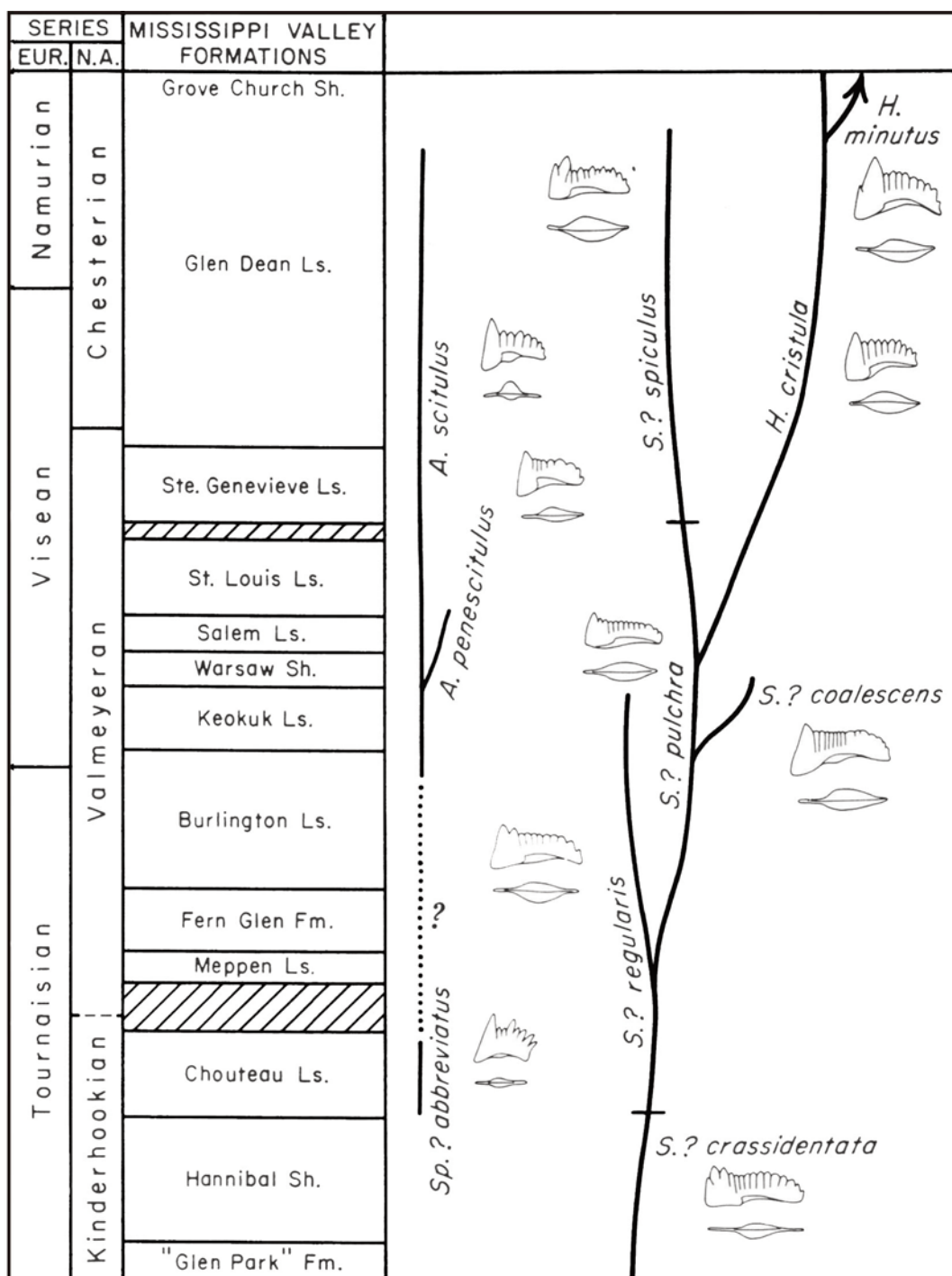


Figura 6.8.- Filogenia de “*Spathognathodus*” según REXROAD & THOMPSON (1979).

MAN, KABANOV, ALEKSEEV, GOREVA & MOSHKINA, Lám. 7, fig. 13.

2009 *Hindeodus cristulus* (YOUNGQUIST & MILLER); KABANOV, GIBSHMAN, BARSKOV, ALEKSEEV & GOREVA, Lám. 3, fig. 8.

Denominación morfotaxonómica: *Spathognathodus cristula* YOUNGQUIST & MILLER, 1949.

Descripción

Elemento pectiniforme carminado que en vista “lateral interna” presenta una cúspide triangular y masiva situada en posición “anterior” siendo más grande y

ancha que el resto de los denticulos. Su borde “anterior” se inclina ligeramente hacia la parte “posterior” desde el borde “anterobasal”. El elemento es cóncavo en vista “interna” y convexo en vista “externa”.

Los primeros denticulos situados inmediatamente después de la cúspide se encuentran levemente inclinados hacia la parte “posterior”, pero el resto de denticulos tienden a inclinarse cada vez más marcadamente hacia ese mismo extremo. La mayoría de los denticulos alcanzan aproximadamente la misma altura, aunque siempre menor que la cúspide, a excepción de los últimos, cuya altura es sensiblemente menor. Los denticulos, se encue-

Material <i>Spathognathodus cristula</i> s.f.		
Capa	Sinestrales	Dextrales
AK1/7-1	1	
AK1/7-2	1	
Pc2769		3
ID2/8-2	3	2
ID2/8-3	3	1
Pc2358	1	1
ID2/9		1
Pc3377	2	
CapaT	2	

ran fusionados durante gran parte de su longitud, excepto en sus ápices, donde se vuelven discretos, adquiriendo una forma subtriangular a subredondeada. La cúspide y los denticulos presentan estrías que se disponen radialmente desde sus ápices.

El extremo “posterobasal” es redondeado. Hacia la mitad del elemento, el margen “basal” se vuelve cóncavo. Esta concavidad es el reflejo de la cavidad basal, que se extiende 2/3 partes del elemento y que finaliza en el extremo “posterior”, aunque no comienza en el borde “anterobasal”, sino poco después de la cúspide.

En vista “aboral” la cavidad basal es subsimétrica y lanceolada.

Discusión

Hindeodus cristula (YOUNGQUIST & MILLER) se diferencia de *Hindeodus minutus* (ELLISON) en que en el primero el margen “anterior” de la cúspide no presenta ningún denticulo mientras que en el segundo se observan hasta tres denticulos que son previos a la cúspide. Se diferencia de otro tipo de spathognathodóntido como es el elemento P₁ de *Syncladognathus* fundamentalmente porque el elemento P₁ de *Hindeodus* es más alargado y recto respecto a los ejemplares más cortos y recurvados de *Syncladognathus*, además, el margen basal del primero no es tan cóncavo como el de segundo y por último, por la cavidad basal, que en *H. cristula* se extiende por 2/3 partes del margen “basal”, hasta alcanzar el extremo “posterior” del elemento, mientras que en *Syncladognathus* se encuentra confinada a la parte “anterior” del margen “basal” inmediatamente “posterior” a la cúspide y es de tipo globosa y con unas expansiones “laterales” muy marcadas.

Elemento P₂

Lámina 3, Figuras 13, 14

*1958 *Ozarkodina curvata* REXROAD, p. 24, Lám. 4, figs. 1-3.

1961 *Ozarkodina curvata* REXROAD; REXROAD & BURTON, p. 1156, Lám. 141, figs. 13, 14.

1963 *Ozarkodina curvata* REXROAD; REXROAD &

COLLINSON, p. 19, Lám. 2, fig. 11.

1964 *Ozarkodina curvata* REXROAD; REXROAD & FURNISH, p. 674, p. 111, figs. 10, 11.

v1967 *Ozarkodina curvata* REXROAD; GLOBENSKY, p. 446, Lám. 56, fig. 20.

1969 *Ozarkodina curvata* REXROAD; RHODES, AUSTIN & DRUCE, pp. 168, 169, Lám. 27, fig. 6.

1971 *Ozarkodina curvata* REXROAD; COLLINSON, REXROAD & THOMPSON, Fig. 7.

1973 *Ozarkodina minuta* (ELLISON); BAESEMANN, p. 705, Lám. 2, figs. 6, 11-13 (elemento O₁).

1976 *Ozarkodina cristula* (YOUNGQUIST & MILLER); NORBY, p. 162, Lám. 15, figs. 1-4 (elemento O).

v1982 *Hindeodus cristulus* (YOUNGQUIST & MILLER); VON BITTER & PLINT-GEERL, p. 200, Lám. 4, figs. 15, 16 (elemento Oz).

1985 *Hindeodus cristula* YOUNGQUIST & MILLER; REXROAD & MERRILL, Lám. 1, fig. 34.

1986 *Hindeodus minutus* (ELLISON); MAPES & REXROAD, Lám. 1, fig. 13 (elemento “Pb”).

1987 *Hindeodus cristulus* (YOUNGQUIST & MILLER); DEAN, p. 76, Lám. 8, fig. 3.

1988 *Hindeodus cristulus* (YOUNGQUIST & MILLER) elemento “Pb”; SWEET, pp. 116, 117, Fig. 5.54 (2^a fila, 2^{do} elemento por la izquierda).

1996 *Hindeodus minutus* (ELLISON); KRUMHARDT, HARRIS & WATTS, p. 43, Lám. 1, fig. 2 (elemento “Pb”).

1990 *Hindeodus cristula* (YOUNGQUIST & MILLER); REXROAD & HOROWITZ, pp. 502-504, Lám. 1, figs. 34, 35 (elemento “Pb”).

1991 *Hindeodus minutus* (ELLISON); BROWN, REXROAD, EGERT & HOROWITZ, fig. 7.14 (elemento “Pb”).

1999 *Hindeodus cristula* (YOUNGQUIST & MILLER); SOMERVILLE, Lám. 4, fig. 9 (elemento “Pb”).

1999 *Hindeodus cristula* (YOUNGQUIST & MILLER); SOMERVILLE & SOMERVILLE, Lám. 1, fig. 5.

Material <i>Ozarkodina curvata</i> s.f.		
Capa	Sinestrales	Dextrales
Pc2356	1	
ID2/8-3		1
Pc2358		1
ID2/8-4	1	

Denominación morfotaxonómica: *Ozarkodina curvata* REXROAD, 1958.

Descripción

Elemento pectiniforme angulado constituido por un proceso “anterior” corto y alto y un proceso “posterior”, más largo que el “anterior” y cuya altura disminuye “posteriormente”.

En vista “interna” el proceso “anterior” está arqueado y se encuentra comprimido “lateralmente”, aunque en vista “externa” puede ser ligeramente convexo. En vista “interna” se observa que es cóncavo y presenta hasta 8 denticulos en su parte “oral” siendo los más cercanos a la cúspide los mejor desarrollados mientras que los más cercanos al extremo distal son pequeños y poco distinguibles. Se encuentran fusionados en gran parte de su recorrido, aunque hacia el ápice tienen forma subtriangular y las pun-

tas están individualizadas. Se inclinan “posteriormente” y hacia la cúspide. Los denticulos también se encuentran comprimidos en sentido “lateral” por lo que su sección es subovalada a subredondeada. La cúspide es hasta tres veces más larga y tiene el doble de anchura que el denticulo de mayor tamaño del proceso “anterior”. Se encuentra localizada entre ambos procesos y se inclina “posteriormente” de forma marcada. Su base se encuentra fusionada con los denticulos adyacentes siendo discreta en gran parte de su longitud. Es de sección subredondeada a subovalada.

El proceso “posterior” es mucho más largo que el “anterior”. Su parte más “anterior” tiene una altura similar a la del proceso “anterior” aunque su altura disminuye “posteriormente” y también se encuentra comprimido “lateralmente”. En la parte cercana a la cúspide, aunque cóncavo se encuentra más o menos en el mismo plano que ésta para, a continuación, ir curvándose “aboral” e “internamente” al mismo tiempo que se reclina el proceso “externamente”. En este proceso los denticulos se encuentran más individualizados (discretos) que en el caso de los denticulos del proceso “anterior”. Son alargados, y presentan una sección transversal subredondeada observándose además, denticulos de distinto tamaño.

Tanto en los denticulos de ambos procesos como en la cúspide se observan una serie de estrías longitudinales que convergen hacia los ápices.

En vista “interna” también se observa como el margen “basal” es cóncavo y muy recurvado, con un extremo “anterobasal” redondeado. La cavidad basal se localiza debajo de la cúspide, es alargada y estrecha, extendiéndose por el proceso “posterior” hasta la mitad del proceso y continuándose por su margen en forma de surco. En el margen “basal”, extendiéndose por ambos procesos, se observa una superficie rugosa que se corresponde con las láminas de acreción de apatito.

Elemento M

Lámina 3, Figuras 15, 16

*1957 *Neoprioniodus camurus* REXROAD, p. 33, Lám. 12, figs. 18-20.
1958 *Neoprioniodus camurus* REXROAD; REXROAD, p. 23, Lám. 5, figs. 5, 6.
1961 *Neoprioniodus camurus* REXROAD; REXROAD & BURTON, p. 1155, Lám. 140, fig. 11.
1964 *Neoprioniodus camurus* REXROAD; REXROAD & FURNISH, p. 674, p. 111, fig. 33.
v1967 *Neoprioniodus camurus* REXROAD; GLOBENSKY, p. 443, Lám. 55, fig. 19.
1969 *Neoprioniodus* cf. *camurus* REXROAD; RHODES, AUSTIN & DRUCE, pp. 167, 168, Lám. 22, figs. 1a-4b.
1973 *Ozarkodina minuta* (ELLISON); BAESEMAN, p. 705, Lám. 2, figs. 4, 5 (elemento N).
v1982 *Hindeodus cristulus* (YOUNGQUIST & MILLER); VON BITTER & PLINT-GEBERL, p. 200, Lám. 6, figs. 12, 17; Lám. 7, fig. 21.

1985 *Hindeodus cristula* YOUNGQUIST & MILLER; REXROAD & MERRILL, Lám. 1, fig. 35.
1987 *Hindeodus cristula* (YOUNGQUIST & MILLER); VON BITTER & PLINT, pp. 358, 359, fig. 3. 15.
1986 *Hindeodus minutus* (ELLISON); MAPES & REXROAD, Lám. 1, figs. 14, 15 (elemento M).
1987 *Hindeodus cristulus* (YOUNGQUIST & MILLER); DEAN, p. 77, Lám. 8, fig. 4.
?1988 *Hindeodus cristulus* (YOUNGQUIST & MILLER) elemento M; SWEET, pp. 116, 117, fig. 5.54 (2ª fila, 3er elemento por la izquierda).
1990 *Hindeodus cristula* (YOUNGQUIST & MILLER); REXROAD & HOROWITZ, pp. 502-504, Lám. 1, figs. 21-23.
1993 *Hindeodus cristula* (YOUNGQUIST & MILLER); DAVIES, AUSTIN & MOORE, Lám. 2, fig. 26 (elemento M).
1996 *Hindeodus minutus* (ELLISON); KRUMHARDT, HARRIS & WATTS, p. 43, Lám. 1, fig. 3 (elemento M).
1999 *Hindeodus cristula* (YOUNGQUIST & MILLER); SOMERVILLE, Lám. 4, fig. 10.

Material <i>Neoprioniodus camurus</i> s.f.		
Capa	Sinestrales	Dextrales
ID2/8-3	2	1
ID2/8-4	1	

Denominación morfotaxonómica:*Neoprioniodus camurus* REXROAD, 1957.

Descripción

Elemento ramiforme dolobrado que presenta una cúspide, anticúspide y proceso “posterior”. En vista “interna”, la cúspide y anticúspide se encuentran fragmentadas pero presentan una sección subovalada. El proceso “posterior” es alargado, aunque se encuentre fracturado en los ejemplares estudiados, de tipo barra pero ligeramente comprimido en sentido “lateral”, especialmente en su extremo distal, y se curva tanto “aboral” como “internamente” hacia su parte “posterior”. Se observan hasta 14 denticulos fusionados en gran parte de su longitud, son de sección subovalada a subredondeada y se curvan “internamente”. Presenta una superficie rugosa o cicatriz en la parte “aboral interna” del proceso que lo recorre longitudinalmente en su parte “basal” disminuyendo su tamaño “posteriormente”. En este surco se observan las láminas de acreción del apatito. En vista “interna” la cavidad basal se encuentra en la parte “basal” del ejemplar entre la cúspide y los primeros denticulos, es alargada y estrecha extendiéndose “posteriormente” como un surco muy estrecho por el margen “basal” del proceso “posterior”.

Elemento S₀

Lámina 3, Figura 17

*1957 *Trichonodella imperfecta* REXROAD, p. 41, Lám. 4, figs. 4, 5.
1958 *Trichonodella imperfecta* REXROAD; REXROAD, p. 26, Lám. 4, fig. 6.

- 1961 *Elsonella? imperfecta* (REXROAD); REXROAD & BURTON, p. 1152, Lám. 141, fig. 1.
- 1964 *Hindeodus imperfectus* (REXROAD); REXROAD & FURNISH, p. 672, p. 111, figs. 13, 14.
- ?1969 *Hindeodus imperfectus* (REXROAD); RHODES, AUSTIN & DRUCE, p. 129, Lám. 31, fig. 8.
- 1971 *Hindeodus imperfectus* (REXROAD); COLLINSON, REXROAD & THOMPSON, fig. 8.
- 1973 *Ozarkodina minuta* (ELLISON); BAESEMANN, p. 706, Lám. 2, fig. 7 (elemento A₃).
- 1976 *Ozarkodina cristulus* (YOUNGQUIST & MILLER); NORBY, p. 167, Lám. 16, figs. 4, 5 (elemento A₃).
- 1985 *Hindeodus cristula* YOUNGQUIST & MILLER; REXROAD & MERRILL, Lám. 1, fig. 33.
- 1987 *Hindeodus cristula* (YOUNGQUIST & MILLER); VON BITTER & PLINT, pp. 358, 359, fig. 2.9.
- 1987 *Hindeodus cristulus* (YOUNGQUIST & MILLER); DEAN, p. 77, Lám. 8, fig. 5.
- 1988 *Hindeodus cristulus* (YOUNGQUIST & MILLER) elemento "Sa"; SWEET, pp. 116, 117, fig. 5.54 (2^{da} fila, 1^{er} elemento por la derecha).
- 1990 *Hindeodus cristula* (YOUNGQUIST & MILLER); REXROAD & HOROWITZ, pp. 502-504, Lám. 1, figs. 24, 25 (elemento "Sa").
- 1991 *Hindeodus cristula* (YOUNGQUIST & MILLER); STONE, pp. 12, 13, Lám. 1, fig. 8.
- 1991 *Hindeodus minutus* (ELLISON); BROWN, REXROAD; EGGERT & HOROWITZ, fig. 7.18.
- 1996 *Hindeodus minutus* (ELLISON); KRUMHARDT, HARRIS & WATTS, p. 43, Lám. 1, fig. 4 (elemento "Sa").
- 1999 *Hindeodus cristula* (YOUNGQUIST & MILLER); SOMERVILLE, Lám. 4, fig. 11 (elemento Sa).
- 1999 *Hindeodus cristula* (YOUNGQUIST & MILLER); SOMERVILLE & SOMERVILLE, Lám. 1, fig. 6.

Material <i>Trichonodella imperfecta</i> s.f.	
Capa	Nº elementos
ID2/8-3	1
Pc2377	1

Denominación morfotaxonómica: *Trichonodella imperfecta* REXROAD, 1957.

Descripción

Elemento ramiforme alado formado por dos procesos "laterales" y una cúspide. En vista "interna" la parte inferior de los procesos se encuentra comprimida "anteroposteriormente" y es muy grande, siendo su altura mayor que la de los dentículos. Se observa una "cicatriz" o margen rugoso que se desarrolla paralelo al margen "basal" del elemento, extendiéndose por la parte "interna" de ambos procesos. El margen "basal" de ambos procesos es sinuoso siendo en la zona de confluencia de éstos cóncavo, para volverse convexo hacia la mitad de cada proceso y nuevamente cóncavo hacia los extremos de los mismos.

Los dentículos se encuentran fusionados en gran parte de su longitud excepto en su ápice, son alargados y de sección transversal subredondeada.

La cúspide presenta un tamaño mucho mayor que el de los dentículos, es alargada, con su parte basal subtriangular, de sección subredondeada a subovalada y se inclina ligeramente hacia la parte "posterior" del elemento.

En vista "aboral" la cavidad basal es muy pequeña, subtriangular y se localiza debajo de la cúspide en el margen "basal" de la zona de confluencia de ambos procesos.

Elemento S ("Sb")

Lámina 3, Figura 18

- *1961 *Falcodus? alatooides* REXROAD & BURTON, p. 1152, 1153, Lám. 140, fig. 8.
- 1964 *Hindeodus alatooides* (REXROAD & BURTON); REXROAD & FURNISH, p. 672, p. 111, figs. 18, 19.
- v1967 *Hindeodus alatooides* (REXROAD & BURTON); GLOBENSKY, p. 442, Lám. 55, fig. 8.
- non1969 *Hindeodus alatooides* (REXROAD & BURTON); RHODES, AUSTIN & DRUCE, p. 129, Lám. 31, figs. 7, 10 (= *Hindeodella* spp.).
- 1971 *Hindeodus alatooides* (REXROAD & BURTON); COLLINSON, REXROAD & THOMPSON, fig. 8.
- 1973 *Ozarkodina minuta* (ELLISON); BAESEMANN, p. 706, Lám. 2, figs. 1, 8-10 (elemento A₂).
- v1982 *Hindeodus cristulus* (YOUNGQUIST & MILLER); VON BITTER & PLINT-GEERL, p. 200, Lám. 4, fig. 17 (elemento Hi).
- 1987 *Hindeodus cristula* (YOUNGQUIST & MILLER); VON BITTER & PLINT, pp. 358, 359, fig. 3.16.
- 1987 *Hindeodus cristulus* (YOUNGQUIST & MILLER); DEAN, p. 78, Lám. 8, fig. 7.
- 1988 *Hindeodus cristulus* (YOUNGQUIST & MILLER); SWEET, pp. 116, 117, fig. 5.54 (2^{da} fila, 2^{do} elemento por la derecha).
- 1990 *Hindeodus cristula* (YOUNGQUIST & MILLER); REXROAD & HOROWITZ, pp. 502-504, Lám. 1, figs. 26, 27, 30.
- 1996 *Hindeodus minutus* (ELLISON); KRUMHARDT, HARRIS & WATTS, p. 43, Lám. 1, fig. 5 (elemento "Sb").
- 1999 *Hindeodus cristula* (YOUNGQUIST & MILLER); SOMERVILLE, Lám. 4, figs. 13, 15.

Material <i>Falcodus? alatooides</i> s.f.		
Capa	Sinestrales	Dextrales
TZ2/4-1	1	
Pc2769	1	
ID2/8-2	2	
Pc2356		1
ID2/8-3	1	1

Denominación morfotaxonómica: *Falcodus? alatooides* REXROAD & BURTON, 1961.

Descripción

Elemento ramiforme bipennado con un proceso "posterior" largo y un proceso "anterior" más corto cuyo extremo "anterior" se inclina "aboralmente". En vista

“lateral interna”, el proceso “anterior” se sitúa en una posición “anterolateral” y en su extremo “anterior” se localizan hasta 3 denticulos de gran tamaño de morfología subtriangular con sección subcircular. El mayor de ellos puede tener un tamaño ligeramente menor al de la cúspide. Entre éstos y la cúspide se observan hasta 4 denticulos subredondeados de menor tamaño. Estos denticulos son más o menos rectos, pero los de mayor tamaño, se inclinan “anterolateralmente”. Entre estos denticulos de mayor tamaño y el extremo “anterior” del elemento se observan otros más pequeños dispuestos en el margen “anterior” del denticulo de mayor tamaño. Se inclinan “interna” y “posteriormente” de forma ligera. En algunos ejemplares se observa una estriación de tipo radial desde el ápice del denticulo hacia su base.

La cúspide es subtriangular y elongada de sección subcircular a subovalada, y es ligeramente mayor en tamaño que el denticulo más grande del proceso “anterior”. Se inclina ligeramente hacia la parte “posterior” e “interna” del elemento.

El proceso “posterior” es más largo que el proceso “anterior” y aunque cerca de la cúspide es recto y se dispone en un plano similar con parte del proceso “anterior” se va curvando “internamente” de forma progresiva hacia su extremo “posterior”. En él alternan denticulos de gran tamaño y de menor tamaño, redondeados, alargados e inclinados “posteriormente”.

En la parte inferior de ambos procesos, siguiendo la morfología ligeramente sinuosa del margen basal se observa una superficie rugosa de gran desarrollo.

En vista “aboral” se observa una cavidad basal subtriangular y muy pequeña bajo la cúspide, en la zona de unión de ambos procesos, y se extiende como un surco estrecho y somero por el margen “basal” de los mismos.

Elemento S (“Sc”)
Lámina 3, Figuras 19, 20

p.1957 *Hindeodella* spp. REXROAD, p. 32, Lám. 3, fig. 2 [sólo].
?1958 *Hindeodella* spp. REXROAD, p. 19, Lám. 2, figs. 1, 4.
1960 *Hindeodella complex* (HINDE); CLARKE, p. 7, Lám. I, fig. 8.
1964 *Hindeodella* spp. REXROAD & FURNISH, p. 671, Lám. 111, fig. 12.
1967 *Hindeodella* spp. GLOBENSKY, p. 442, Lám. 55, figs. 2, 17.
1969 *Hindeodus alatoides* (REXROAD & BURTON); RHODES, AUSTIN & DRUCE, p. 129, Lám. 31, figs. 7, 10.
1973 *Ozarkodina minuta* (ELLISON); BAESEMANN, pp. 705, 706, Lám. 2, figs. 2, 3.
1981 *Hindeodus cristulus* (YOUNGQUIST & MILLER); REXROAD, p. 10.
1982 *Hindeodus cristulus* (YOUNGQUIST & MILLER); VON BITTER & PLINT-GEBERL, p. 200, Lám. 4, figs.15, 16.
1987 *Hindeodus cristulus* (YOUNGQUIST & MILLER); DEAN, pp. 78, 79, Lám. 8, fig. 6.
1988 *Hindeodus cristulus* (YOUNGQUIST & MILLER) elemento S; SWEET, pp. 116, 117, fig. 5.54 (3ª fila, 3º elemento por

la derecha).
1990 *Hindeodus cristula* (YOUNGQUIST & MILLER); REXROAD & HOROWITZ, pp. 502-504, Lám. 1, figs. 28, 29, 31-33.
1999 *Hindeodus cristula* (YOUNGQUIST & MILLER); SOMERVILLE, Lám. 4, figs. 12, 14.

Material <i>Hindeodella</i> spp.		
Capa	Sinestrales	Dextrales
ID2/8-2	1	
ID2/8-3		2

Denominación morfotaxonomica: *Hindeodella* spp. *sensu* REXROAD, 1981.

Descripción

Elemento ramiforme bipennado constituido por dos procesos y una cúspide. El proceso “anterior” puede ser “anterior” propiamente dicho o “anterolateral”. Es más corto que el proceso “posterior”, comprimido “lateralmente” o “anteroposteriormente” y presenta hasta 4 denticulos fusionados en sus bases, de sección subovalada a subredondeada. Unas suaves estrias longitudinales pueden observarse tanto en los denticulos de ambos procesos como en la cúspide. Aunque los denticulos son rectos, presentan una concavidad por el recurvamiento de su margen “basal” hacia el interior.

La cúspide es alargada, de mayor tamaño que los denticulos, de sección subovalada a subredondeada y se inclina “posteriormente” e incluso ligeramente hacia el “interior” en algunos ejemplares. El proceso posterior es más o menos recto en la parte conservada de los ejemplares, comprimido “lateralmente” y con numerosos denticulos pequeños y de distinto tamaño que suelen estar fusionados en su parte “basal” pero que se vuelven discretos hacia el ápice. Se inclinan “posteriormente” y algunos de ellos también lo hacen “externamente”.

En la zona basal de ambos procesos y de la cúspide se observa en vista “interna” una superficie rugosa o cicatriz bien desarrollada que se extiende longitudinalmente por ésta y siguiendo su morfología. En ella se observan las láminas de acreción de apatito. La cavidad basal se localiza debajo de la cúspide, es pequeña, alargada y estrecha y se continúa en forma de surco por el margen “basal” de ambos procesos.

Discusión

El material que en este trabajo se describe como *Hindeodella* spp. *sensu* REXROAD, 1981, se corresponde con las formas consideradas por este autor como pertenecientes al aparato conodontal del género multielemental *Hindeodus* y que son las mismas que las figuradas por REXROAD & FURNISH (1964).

***Hindeodus* spp.**
(Elemento P₁)

Material <i>Hindeodus</i> spp.	
Capa	Nº elementos
TZ2/4-1	2
ID2/8-2	1
Pc2358	2

Discusión

Dentro de este grupo se incluyen todos los elementos P₁ pectiniformes carminados que aunque se pueden adscribir al género *Hindeodus*, no se pueden determinar específicamente al encontrarse fracturada su parte “anterior” y no poder observarse las características que permitan esta última identificación.

Familia **Cavusgnathidae** AUSTIN & RHODES, en ROBINSON, 1981

Esta familia consta de siete géneros según la clasificación propuesta por AUSTIN & RHODES (en ROBINSON, 1981), dos de los cuales, *Capricorgnathus* AUSTIN (en AUSTIN & MITCHELL, 1975) y *Cloghergnathus* AUSTIN (en AUSTIN & MITCHELL, 1975) son considerados por PURNELL (1992) como sinónimos de *Patrognathus* RHODES, AUSTIN & DRUCE, 1969 y de *Taphrognathus*, BRANSON & MEHL, 1941b, respectivamente. La composición del aparato conodontal de los cinco géneros de la familia Cavusgnathidae (*Patrognathus*, *Clydagnathus*, *Taphrognathus*, *Cavusgnathus* y *Adetognathus*) es similar y sólo pueden diferenciarse por la morfología del elemento P₁ (PURNELL, 1992, Pág. 7, Tabla 1).

Los primeros representantes de esta familia se registran desde principios del Devónico con la aparición del género *Patrognathus*, hallándose las últimas formas de cavusgnatideos al comienzo del Pérmico.

SWEET (1988) considera el aparato de los cavusgnatideos como seximembrado estando su posición S₀ ocupada por un elemento alado con un proceso posterior largo y denticulado, y la posición P₁, por elementos carminiescafos arqueados con una lámina libre relativamente larga y una plataforma, por lo general estrecha.

Género ***Cavusgnathus*** HARRIS & HOLLINGSWORTH, 1933

Especie tipo: *Cavusgnathus alta* HARRIS & HOLLINGSWORTH, 1933

1933 *Cavusgnathus* HARRIS & HOLLINGSWORTH, p. 200.

1942 *Lewistonella* SCOTT, p. 299.

1975 *Windsorgnathus* AUSTIN, en AUSTIN & MITCHELL, p. 53.

Diagnosis según SWEET (1988), REXROAD & HOROWITZ (1990) y PURNELL (1992).

Siguiendo el concepto de SWEET (1988) y PURNELL (1992), su aparato es seximembrado y su configuración, tal como se conoce en los últimos estudios, es la siguiente: 2 elementos P₁ carminiescafos de tipo cavusgnátido, 2 elementos P₂ angulados ozarkodiniformes (*Ozarkodina compressa* s.f. REXROAD, 1957), 2 elementos M dolobrados neoprioniodiniformes (*Prioniodus varians* s.f. BRANSON & MEHL, 1941a, y *Neoprioniodus loxus* s.f. REXROAD, 1957, REXROAD & HOROWITZ, 1990; PURNELL, 1992), 1 elemento S₀ alado de tipo hibbardélido (*Hibbardella ortha* s.f. REXROAD, 1958), y 8 elementos S bipennados de tipo hindeodélido (*Hindeodella ensis* s.f. HASS, 1953 e *Hindeodella tenuis* s.f. CLARKE, 1960). Excepto el elemento S₀ que no presenta pareja simétrica por lo que sólo se reconoce un elemento en el aparato, el resto de ellos se hallan dispuestos en pares simétricos.

Discusión

La determinación multielemental de *Cavusgnathus* fue realizada partir de asociaciones naturales en planos de estratificación por SCOTT (1942) y NORBY (1976), y también mediante análisis estadísticos por VON BITTER (1972) y HOROWITZ y REXROAD (1982). STONE (1991) indica que el aparato es quinquemembrado, aunque señala que estudios posteriores del elemento Sc, pueden llevar a verlo como septimembrado. Otros autores como SWEET (1988) y PURNELL (1992) reconocen un aparato seximembrado cuando se encuentra plenamente desarrollado.

Las especies se identifican por los elementos P₁ a partir de los cuales REXROAD (1981) reconoció 4 especies multielementales, *Cavusgnathus charactus* REXROAD, *C. unicornis* YOUNGQUIST & MILLER, *C. altus* HARRIS & HOLLINGSWORTH y *C. navicula* (HINDE). En E.E.U.U. se han descrito otras especies como *C. regularis* YOUNGQUIST & MILLER, *C. convexus* REXROAD, *C. cristatus* BRANSON & MEHL, ya que como señala HIGGINS (1975), este género se encuentra mejor representado en las faunas del Viseense y, especialmente, del Serpujoviense de E.E.U.U. que en las secciones de la Provincia Central o las series de Yoredale en Gran Bretaña, así como en gran parte de Europa. STONE (1991) indica que muchas de las formas anteriores han sido sugeridas como variaciones o dimorfos reconocidos en las parejas de elementos P₁. REXROAD (1981) incluyó las especies *C. regularis* y *C. convexus* como morfotipos de la especie *C. unicornis*. Así, la especie *C. unicornis* presentaría 3 morfotipos, (i) el morfotipo α, caracterizado por la especie morfotaxonomica *C. unicornis* YOUNGQUIST & MILLER, en la que los denticulos de la lámina “anterior” disminuyen de tamaño “anteriormente” y el denticulo de

mayor tamaño se localiza en la parte más “posterior” de ésta, (ii) el morfotipo β , de tipo *C. regularis* YOUNGQUIST & MILLER, en el que el perfil de la lámina “anterior” es uniforme en altura o puede disminuir ligeramente de tamaño “anteriormente”, y (iii) el morfotipo γ , de *C. convexa* REXROAD, cuya lámina “anterior” tiene un perfil arqueado.

REXROAD & BURTON (1961) sugieren que *Cavusgnathus navicula* (HINDE) podría haber evolucionado a partir de *C. unicornis* YOUNGQUIST & MILLER, debido a las relaciones estratigráficas entre ellos y porque los ejemplares juveniles de *C. navicula* que encontraron se asemejaban mucho a *C. unicornis*. Aún así, serían necesarios nuevos estudios ya que no existe un consenso general respecto a sus relaciones filogenéticas.

Los elementos P_2 , M y S de *Cavusgnathus* suelen ser considerados, al igual que en otros géneros multielementales como elementos vicariantes de los distintos aparatos conodontales de las distintas especies multielementales de este género, como así se indica en las reconstrucciones de autores como REXROAD (1981) y REXROAD & HOROWITZ (1990).

Cavusgnathus y *Mestognathus* se diferencian en la cavidad basal del elemento P_1 . *Cavusgnathus* presenta una cavidad basal propiamente dicha, amplia y expandida, mientras que *Mestognathus* presenta una fósula basal en la parte anterior del elemento, rodeada por zonas estrechas de margen basal recesivo y una quilla que se extiende hasta el extremo posterior del elemento.

Cavusgnathus navicula? (HINDE, 1900)

(Elemento P_1)

Lámina 4, Figuras 1, 2

- ?*1900 *Polygnathus navicula* HINDE, p. 342, Lám. 9, fig. 5.
- ?1957 *Cavusgnathus cristata* BRANSON & MEHL; BISCHOFF, p. 19, Lám. 2, figs. 7a, b.
- ?1960 *Cavusgnathus navicula* (HINDE); CLARKE, pp. 23, 24, Lám. IV, figs. 1-3.
- ?1961 *Cavusgnathus navicula* (HINDE); REXROAD & BURTON, pp. 1151, 1152; Lám. 39, figs 4-13.
- ?1968 *Cavusgnathus navicula* (HINDE); HIGGINS & BOUCKAERT; p. 29, Lám. 2, figs. 7, 8.
- ?1969 *Cavusgnathus naviculus* (HINDE); RHODES, AUSTIN & DRUCE, pp. 81, 82, Lám. 13, figs. 12a-d, Lám. 14, figs. 1a-d, 4a-6d.
- ?1971 *Cavusgnathus navicula* (HINDE); COLLINSON, REXROAD & THOMPSON, fig. 8.
- ?1975 *Cavusgnathus naviculus* (HINDE); HIGGINS, pp. 26, 27, Lám. 8, figs. 3-5, 12, 13.
- ?1981 *Cavusgnathus naviculus* (HINDE); METCALFE, Lám. 1, figs. 1a-2c.
- ?1985 *Cavusgnathus naviculus* (HINDE); HIGGINS, p. 218, Lám. 6.1, fig. 3.
- ?1985 *Cavusgnathus navicula* (HINDE); WEYANT, Lám. 6, fig. 37.
- ?1985 *Cavusgnathus navicula* (HINDE); WEYANT & MASSA, p. 89, Lám. I, figs. 24-26.

- ?1985 *Cavusgnathus naviculus* (HINDE); REXROAD & MERRILL, Lám. 1, figs. 37, 41, 43.
- ?1985 *Cavusgnathus naviculus* (HINDE); GRAYSON, DAVIDSON, WESTERGAARD, ATCHLEY, HIGHTOWER, MONAGHAN & POLLARD, pp. 162, 163, Lám. 2, fig. 20.
- ?1986 *Cavusgnathus naviculus* (HINDE); MAPES & REXROAD, Lám. 1, figs. 32, 34, 37-39.
- ?1986 *Cavusgnathus naviculus* (HINDE); MAPES & REXROAD, Lám. 1, figs. 25, 33.
- ?1987 *Cavusgnathus naviculus* (HINDE); DEAN, pp. 35-37, Lám. 2, figs. 1-7, Lám. 3, figs. 1-5.
- ?1996 *Cavusgnathus naviculus* (HINDE); SKOMPSKI, Lám. 2, fig. 6.
- ?1999 *Cavusgnathus navicula* (HINDE); SOMERVILLE, Lám. 1, figs. 4, 5.
- ?1999 *Cavusgnathus naviculus* (HINDE); SOMERVILLE & SOMERVILLE; Lám. 1, fig. 1.
- ?2005 *Cavusgnathus naviculus* (HINDE); QI & WANG, Lám. 1, fig. 8.
- ?2005 *Cavusgnathus navicula* (HINDE); MEDINA-VAREA, SARMIENTO, RODRÍGUEZ & CÓZAR, pp. 38, 39, Lám. 3, figs. 2, 3 (sólo).
- ?2009 *Cavusgnathus navicula* (HINDE); GIBSHMAN, KABANOV, ALEKSEEV, GOREVA & MOSHKINA, Lám. 7, figs. 6-9.
- ?2009 *Cavusgnathus navicula* (HINDE); KABANOV, GIBSHMAN, BARSKOV, ALEKSEEV & GOREVA, Lám. 3, figs. 14, 15.
- ?2010 *Cavusgnathus naviculus* (HINDE); WENDT, KAUFMANN, BELKA & KORN, Fig. 1J-K.

Material *Cavusgnathus navicula*?

Capa	Sinestrales	Dextrales
Pc2770	1	1

Descripción

Elemento pectiniforme carminiescafado que presenta una lámina libre pequeña y una plataforma muy desarrollada, encontrándose dentro de esta última, la lámina fija, que es aproximadamente dos tercios de la lámina total. En vistas “lateral” y “oral” se aprecia la presencia de un denticulo “posterior” de la lámina fija que sobresale por encima del resto de denticulos por su tamaño y altura. Los denticulos son triangulares y se encuentran fusionados en gran parte de su longitud excepto en sus ápices, aunque están bien definidos. Este denticulo de gran tamaño se inclina “posteriormente”.

En vista “lateral” la plataforma es alargada y ligeramente convexa en su parte central. En vista “oral” una depresión central recorre la plataforma longitudinalmente, siendo bastante profunda en la parte “anterior” del ejemplar Pc2770/3. En este ejemplar, a ambos lados de la depresión presenta en su parte “anterior” una ornamentación en crestas y surcos que “posteriormente” se convierte en dos filas de nódulos longitudinales y subparalelos a la depresión central y que pueden fusionarse formando crestas y surcos. Se apre-

cia también el desarrollo de una carena longitudinal la parte “posterior” de la plataforma. Los márgenes de la plataforma son sinuosos.

El ejemplar Pc2770/4, en vista “oral”, presenta gran parte de su plataforma cubierta por cristales de cuarzo por lo que su ornamentación es prácticamente indistinguible. En la parte “posterior” de la plataforma se observan una serie de nódulos discretos y algunas crestas y surcos a ambos lados del surco central somero y de la carena central, la cual sólo se desarrolla “posteriormente”. Se observan también en esta vista, las expansiones laterales de la cavidad basal en la parte “central” y “posterior” del ejemplar.

La cavidad basal (vista “aboral”) es amplia y lanceolada, presentando su mayor amplitud en la parte central de la plataforma y alcanza el extremo “posterior” de la plataforma en ambos ejemplares. Presenta un surco longitudinal en su parte central.

Discusión

El elemento P_1 de *Cavusgnathus navicula* se caracteriza por el desarrollo de más de una fila de nódulos en ambos lados de la plataforma, por presentar una depresión central somera y una carena axial, generalmente en la parte “posterior” del elemento, formada por la alineación de pequeños nódulos. Además, estos elementos suelen mostrar márgenes ligeramente convexos. Ambos ejemplares recuperados del nivel Pc2770 no reúnen todas las características típicas de *Cavusgnathus navicula*, por lo que se adscriben con dudas a esta especie. En el ejemplar Pc2770/3 los márgenes de la plataforma son sinuosos, y la ornamentación de la parte “anterior” de la plataforma (i.e. surco central marcado, y crestas y surcos) es similar a la de *Cavusgnathus unicornis*, mientras que la de la parte “posterior” (i.e. dos filas de nódulos paralelas a una depresión central somera y a veces fusionados, y carena central) es similar a la de *Cavusgnathus navicula*. Las crestas y surcos de la parte “anterior” se observa en algunos casos que son debidas a la fusión de nódulos adyacentes. En el caso del ejemplar Pc2770/4, la ornamentación no es fácilmente distinguible, aunque sí se observa una carena central, nódulos, crestas y surcos.

Cavusgnathus unicornis YOUNGQUIST & MILLER, 1949

(Elemento P_1)

Lámina 4, Figuras 3, 4

- *1949 *Cavusgnathus unicornis* YOUNGQUIST & MILLER, p. 619, Lámina. 101, figs. 18-23.
 1957 *Cavusgnathus unicornis* YOUNGQUIST & MILLER; LYS & SERRE, pp. 1042, Lámina. II, figs. 3a-b.
 1957 *Cavusgnathus unicornis* YOUNGQUIST & MILLER; REXROAD, P. 17, Lámina. 1, fig. 7.
 1958 *Cavusgnathus unicornis* YOUNGQUIST & MILLER; REXROAD, p. 17, Lámina. 1, figs. 6-11.

- 1961 *Cavusgnathus unicornis* YOUNGQUIST & MILLER; REXROAD & BURTON, p. 1152, Lámina. 138, figs. 10-12.
 1963 *Cavusgnathus unicornis* YOUNGQUIST & MILLER; REXROAD & COLLINSON, p. 9, Lámina. 1, figs. 26, 27.
 1967 *Cavusgnathus unicornis* YOUNGQUIST & MILLER; GLOBENSKY, p. 439, Lámina. 57, figs. 5, 14.
 1971 *Cavusgnathus unicornis* YOUNGQUIST & MILLER; COLLINSON, REXROAD & THOMPSON, fig. 1, fig. 7, fig. 8.
 1974 *Cavusgnathus unicornis* YOUNGQUIST & MILLER; MATTHEWS & THOMAS, Lámina. 50, figs. 17, 18.
 1980 *Cavusgnathus unicornis* YOUNGQUIST & MILLER; SKOMPSKI & SOBOŃ-PODGÓRSKA, Lámina. 5, figs. 9, 10, 12.
 p.1981 *Cavusgnathus unicornis* YOUNGQUIST & MILLER; REXROAD, pp. 8, 9, Lámina. 1, figs. 17, 22, 26, 27 [sólo].
 1981 *Cavusgnathus unicornis* YOUNGQUIST & MILLER; METCALFE, Lámina. 1, figs. 3a-4b.
 1982 *Cavusgnathus unicornis* YOUNGQUIST & MILLER; HIGGINS & VARKER, p. 160, Lámina. 18, Fig. 14.
 1985 *Cavusgnathus unicornis* YOUNGQUIST & MILLER; REXROAD & MERRILL, Lámina. 1, fig. 38.
 1985 *Cavusgnathus unicornis* YOUNGQUIST & MILLER; WEYANT, Lámina. 6, fig. 38.
 1985 *Cavusgnathus unicornis* YOUNGQUIST & MILLER; WEYANT & MASSA, p. 89, Lámina. I, figs. 15-18.
 1987 *Cavusgnathus unicornis* YOUNGQUIST & MILLER; VON-BITTER & PLINT, pp. 351, 353, 354, Lámina. 3, figs. 3, 4, 10, 12.
 p.1987 *Cavusgnathus unicornis* (YOUNGQUIST & MILLER); ARMSTRONG & PURNELL, Lámina. 1, figs. 11, 12 [sólo].
 1992 *Cavusgnathus unicornis* YOUNGQUIST & MILLER; PURNELL, pp. 10, 11, Lámina. 2, figs. 1-5.
 1992 *Cavusgnathus unicornis* YOUNGQUIST & MILLER; KULAGINA, RUMYANTSEVA, PAZUKHIN & KOCHETOVA, pp. 10, 11, Lámina. XXXII, figs. 1-3.
 1993 *Cavusgnathus unicornis* YOUNGQUIST & MILLER; DAVIES, AUSTIN & MOORE, Lámina. 2, figs. 9a-c.
 p.1996 *Cavusgnathus unicornis* YOUNGQUIST & MILLER; KRUMHARDT, HARRIS & WATTS, P. 35, Lámina. 1, fig. 31 (solo, morfotipo α); Lámina. 2, figs. 4, 5, 8, 9?, 12? [sólo, morfotipo α].
 1997 *Cavusgnathus unicornis* YOUNGQUIST & MILLER; MIZUNO, pp. 250, 251, Figs. 11.4a-11.4b.
 1999 *Cavusgnathus? unicornis* YOUNGQUIST & MILLER; NE-MYROVSKA, Lámina. 1, fig. 3.
 p.1999 *Cavusgnathus unicornis* (YOUNGQUIST & MILLER); SOMERVILLE, Lámina. 1, figs. 6, 9 [sólo, morfotipo α].
 1999 *Cavusgnathus unicornis* (YOUNGQUIST & MILLER); SOMERVILLE & SOMERVILLE, Lámina. 1, fig. 2.
 2001 *Cavusgnathus unicornis* YOUNGQUIST & MILLER; KULAGINA, PAZUKHIN, KOCHETKOVA, SINTSYNA & KOCHETOVA, Lámina. 6, figs. 20, 21.
 2003 *Cavusgnathus unicornis* YOUNGQUIST & MILLER; WANG & QI, Lámina. 4, fig. 15.
 p.2009 *Cavusgnathus unicornis* YOUNGQUIST & MILLER; GIBSHMAN, KABANOV, ALEKSEEV, GOREVA & MOSHKINA, Lámina. 7, fig. 10 [sólo].
 2009 *Cavusgnathus unicornis* YOUNGQUIST & MILLER; KABANOV, GIBSHMAN, BARSKOV, ALEKSEEV & GOREVA, Lámina. 3, fig. 16.
 2010 *Cavusgnathus unicornis* YOUNGQUIST & MILLER; WENDT, KAUFMANN, BELKA & KORN, Fig. 1.I.

Descripción

Elemento pectiniforme carminiescafado con una lámina fija más desarrollada que la lámina libre y una

Material <i>Cavusgnathus unicornis</i>	
Capa	Dextrales
Capa T	1

plataforma extensa, alargada y estrecha. En vista “lateral” y “oral”, el denticulo en situación más “posterior” en la lámina fija tiene un tamaño mayor que el resto de denticulos de la lámina. Los denticulos son triangulares y se encuentran fusionados en gran parte de su longitud excepto en los ápices.

En vista “lateral”, la plataforma es ligeramente convexa en su parte central. En vista “oral” sus márgenes son rectos en su parte “anterior” y media, estrechándose hacia la parte “posterior” donde son convexos y acabando la plataforma en un extremo agudo. Presenta un surco central profundo en su parte “anterior” que se vuelve más somero hacia la parte “posterior” del elemento. Está flanqueado por una serie de crestas y surcos bien desarrollados, transversales a los márgenes de la plataforma.

La cavidad basal es amplia y asimétrica en vista “aboral”, ya que la parte “interna” se encuentra menos desarrollada que la “externa”. La amplitud de la cavidad basal es mayor en su parte “anterior” y media. Presenta un surco que se desarrolla por su parte central.

Discusión

El elemento P_1 de *Cavusgnathus unicornis* se diferencia del de *Cavusgnathus navicula* en que en lugar de dos filas de nódulos se observan crestas transversales a la plataforma, la depresión central es más marcada y se extiende a lo largo de toda la plataforma y la carena axial está ausente o es muy rudimentaria. Cabe volver a señalar que en los elementos juveniles la determinación específica puede ser más complicada porque pueden confundirse con las formas juveniles de *C. navicula* (HIGGINS, 1975).

Cavusgnathus spp.

(Elementos P_1)

Lámina 4, Figura 5

Material <i>Cavusgnathus</i> spp. P_1	
Capa	Nº elementos
Pc2770	3
Capa N	1

Discusión

En cuanto a los elementos P_1 asignados a *Cavusgnathus* spp., por la morfología de los ejemplares como por

el tipo de cavidad basal, se los asigna genéricamente a *Cavusgnathus*, pero por su estado de preservación (fragmentación, abrasión, etc.) no se distinguen aquellos caracteres que permiten la determinación específica de estos ejemplares.

Cavusgnathus spp.

Elementos vicariantes

Elemento P_2

Lámina 4, Figura 6

- *1957 *Ozarkodina compressa* REXROAD, p. 36, Lám. 2, figs. 1, 2.
- 1958 *Ozarkodina compressa* REXROAD; REXROAD, p. 24, Lám. 6, figs. 1, 2.
- 1960 *Ozarkodina hindei* sp. nov. CLARKE, p. 18, Lám. III, figs. 1, 6.
- 1961 *Ozarkodina compressa* REXROAD; REXROAD & BURTON, p. 1156, Lám. 141, figs. 16, 17.
- 1964 *Ozarkodina recta* REXROAD; REXROAD & FURNISH, p. 674, p. 111, fig. 8.
- 1964 *Ozarkodina compressa* REXROAD; REXROAD & FURNISH, p. 674, Lám. 111, fig. 9.
- v1967 *Ozarkodina compressa* REXROAD; GLOBENSKY, p. 446, Lám. 56, figs. 18, 22.
- 1969 *Ozarkodina compressa* REXROAD; RHODES, AUSTIN & DRUCE, p. 169, Lám. 27, fig. 23.
- 1969 *Ozarkodina hindei* CLARKE; RHODES, AUSTIN & DRUCE, 171-173, Lám. 27, figs. 16, 17a, b, 22a, b.
- 1981 *Cavusgnathus* spp. REXROAD, p. 11, Lám. 1, figs. 4-6.
- 1985 *Cavusgnathus naviculus* (HINDE); REXROAD & MERRILL, Lám. 1, fig. 42.
- ?1986 *Cavusgnathus naviculus* (HINDE); MAPES & REXROAD, Lám. 1, figs. 26, 28, 29, 31.
- 1987 *Cavusgnathus unicornis* YOUNGQUIST & MILLER; VON BITTER & PLINT, p. 351, fig. 3.14.
- 1987 *Cavusgnathus unicornis* (YOUNGQUIST & MILLER); ARMSTRONG & PURNELL, Lám. 1, fig. 13.
- 1987 *Cavusgnathus* spp. non-platform elements; DEAN, pp. 39, 40, Lám. 2, fig. 8.
- 1990 Shared elements of *Cavusgnathus charactus* and *C. unicornis* REXROAD & HOROWITZ, p. 500, Lám. 1, fig. 8 (elemento “Pb”).
- ?1996 *Cavusgnathus unicornis* YOUNGQUIST & MILLER; KRUMHARDT, HARRIS & WATTS, p. 35, Lám. 2, fig. 16.
- 1999 Non-platform elements of *Cavusgnathus* sp. SOMERVILLE, Lám. 1, fig. 10 (elemento “Pb”).
- 2005 *Cavusgnathus navicula* (HINDE); MEDINA-VAREA, SARMIENTO, RODRÍGUEZ & CÓZAR, pp. 38, 39, Lám. 3, figs. 4, 5.
- ?2006 *Ozarkodina hindei* CLARKE; NEMYROVSKA, PERRET-MIROUSE & WEYANT, Lám. 2, fig. 18.

Material <i>Ozarkodina compressa</i> s.f.	
Capa	Sinestrales
AK2/6-4	2

Denominación morfotaxonómica: *Ozarkodina compressa* REXROAD, 1957.

Descripción

Elemento pectiniforme angulado. El ejemplar ilustrado en la lámina 4 (Fig. 6), se caracteriza por presentar dos procesos uno “anterior” y otro “posterior” que se encuentran fracturados. Aunque los ápices de la cúspide y los denticulos están fracturados, la cúspide se distingue por ser más ancha que el resto de los denticulos. La cúspide y los denticulos se inclinan hacia la parte “posterior” del elemento. Éstos se encuentran fusionados en gran parte de su longitud pero se encuentran bien individualizados. Como se observa en el primer denticulo del proceso “anterior”, los denticulos son triangulares de sección transversal subovalada. La parte de barra de ambos procesos es amplia, pero la del proceso “posterior” es más estrecha que la del “anterior”.

La cavidad basal es estrecha, subtriangular, y se sitúa debajo de la cúspide. Aunque el ejemplar se encuentra fragmentado, se observa que desde la cavidad basal se extienden dos surcos por el margen basal de ambos procesos.

Elemento M

Lámina 4, Figura 7

- *1941a *Prioniodus varians* BRANSON & MEHL, p. 174, Lám. 5, figs. 7, 8.
 1957 *Prioniodina varians* (BRANSON & MEHL); BISCHOFF, p. 49, Lám. 5, fig. 35.
 1957 *Neoprioniodus tenuis* REXROAD, p. 35, Lám. 2, figs. 13, 16.
 1957 *Neoprioniodus varians* (BRANSON & MEHL); REXROAD, p. 35, Lám. 2, fig. 10.
 1958 *Neoprioniodus varians* (BRANSON & MEHL); REXROAD, p. 24, Lám. 5, figs. 3, 4.
 1960 *Neoprioniodus brevis* CLARKE, p. 13, Lám. II, fig. 7.
 1961 *Neoprioniodus varians* (BRANSON & MEHL); REXROAD & BURTON, pp. 1155, 1156, Lám. 140, figs. 9, 10.
 1963 *Neoprioniodus varians* (BRANSON & MEHL); REXROAD & COLLINSON, p. 19, Lám. 2, fig. 26.
 1969 *Neoprioniodus varians* (BRANSON & MEHL); RHODES, AUSTIN & DRUCE, pp. 165, 166, Lám. 21, figs. 18a, b.
 1973 *Neoprioniodus* cf. *N. barbatus* (BRANSON & MEHL); AUSTIN & ALDRIDGE, Lám. 1, fig. 8.
 p.?1981 *Cavusgnathus altus* HARRIS & HOLLINGSWORTH; REXROAD, pp. 7, 8, Lám. 1, fig. 29 [sólo].
 1981 *Neoprioniodus varians* (BRANSON & MEHL); METCALFE, Lám. 18, fig. 6.
 1985 *Cavusgnathus naviculus* (HINDE); REXROAD & MERRILL, Lám. 1, figs. 44.
 ?1985 *Neoprioniodus ligo* (HASS); WEYANT & MASSA, Lám. III, fig. 23.
 1986 *Cavusgnathus naviculus* (HINDE); MAPES & REXROAD, Lám. 1, figs. 30, 35, 36.
 1987 *Cavusgnathus* spp. non-platform elements; DEAN, pp. 40, 41, Lám. 2, fig. 12.
 p.1987 *Cavusgnathus unicornis* (YOUNGQUIST & MILLER);

ARMSTRONG & PURNELL, Lám. 1, figs. 14 [sólo, fig. 15=elemento M de *Kladognathus* spp.].

1992 *Cavusgnathus unicornis* YOUNGQUIST & MILLER; PURNELL, pp. 10, 11, Lám. 2, fig. 7.

non1996 *Cavusgnathus unicornis* YOUNGQUIST & MILLER; KRUMHARDT, HARRIS & WATTS, p. 35, Lám. 2, fig. 17.

1999 Non-platform elements of *Cavusgnathus* sp. SOMERVILLE, Lám. 1, fig. 12.

2005 *Cavusgnathus navicula* (HINDE); MEDINA-VAREA, SARMIENTO, RODRÍGUEZ & CÓZAR, pp. 38, 39, Lám. 3, fig. 6 [sólo].

Material <i>Neoprioniodus varians</i> s.f.		
Capa	Sinestrales	Dextrales
Pc2359	1	
Capa T		1
Capa V		1

Denominación morfotaxonómica: *Neoprioniodus varians* (BRANSON & MEHL, 1941a).

Descripción

Elemento ramiforme dolobrado, constituido únicamente por una cúspide, anticúspide y un proceso “posterior”.

La cúspide es más alta y ancha que los denticulos. Se prolonga “aboralmente” en una anticúspide triangular, y ambas se encuentran comprimidas “lateralmente”. El margen “anterior” de la cúspide y de la anticúspide es recto.

El proceso “posterior” es largo y se desarrolla “posterior”, “aboralmente” y se encuentra comprimido “lateralmente”. Su margen basal es recto a ligeramente cóncavo. Los denticulos en vista “lateral”, son uniformes, robustos, de morfología triangular, comprimidos “lateralmente”, fusionados en su base e inclinados “posteriormente”.

La cavidad basal es alargada y, tanto en vista “lateral interna” como en vista “aboral”, se localiza entre la cúspide y los primeros denticulos y se extiende en forma de surco por el margen “posterior” de la anticúspide y por el margen “aboral” del proceso “posterior” en forma de surco estrecho.

Discusión

REXROAD (1981) mediante análisis estadístico considera que *Neoprioniodus varians* s.f. sería el elemento M del aparato de *Cavusgnathus altus*, mientras que *Neoprioniodus loxus* s.f. el de *Cavusgnathus unicornis*. A partir de las asociaciones escocesas del Midland Valley DEAN (1987) señala que *N. varians* s.f. también formaría parte del aparato de *Cavusgnathus navicula*. REXROAD & HOROWITZ (1990) consideran a *N. varians* s.f. y *N. loxus* s.f. como morfotipos de elementos M que pueden ser vicariantes tanto del aparato de *C. unicornis* como del de *C. charactus*. Como señala PURNELL

(1992), *Neoprioniodus varians* s.f. y *Neoprioniodus loxus* s.f. presentan morfologías muy similares, exceptuando ligeras diferencias, y siguiendo a REXROAD & HOROWITZ (1990) los incluye dentro del rango de variabilidad morfológica de los elementos M de *C. unicornis*. En función de lo anterior, se considera que *N. varians* s. f. y *N. loxus*, como diferentes morfotipos del elemento M del aparato de *Cavusgnathus* y que sean variantes de las distintas especies.

Elementos S

Lámina 4, Figuras 8-10

- *1960 *Hindeodella tenuis* CLARKE, pp. 8, 9, Lám. I, figs. 10, 11.
 1953 *Hindeodella ensis* HASS; p. 81, Lám. 16, figs. 19-21.
 1969 *Hindeodella tenuis* CLARKE; RHODES, AUSTIN & DRUCE, p. 126, 127, Lám. 28, fig. 27.
 1981 *Cavusgnathus* spp. REXROAD, Lám. 1, figs. 1-3 (elemento Sc).
 1985 *Cavusgnathus naviculus* (HINDE); REXROAD & MERRILL, Lám. 1, figs. 45.
 1985 *Hindeodella corpulenta*? BRANSON & MEHL; WEYANT & MASSA, Lám. 111, fig. 41.
 1986 *Cavusgnathus naviculus* (HINDE); MAPES & REXROAD, Lám. 1, fig. 27 (elemento "Sc").
 1987 *Cavusgnathus* spp. non-platform elements; DEAN, pp. 41, 42, Lám. 2, figs. 9, 11.
 1987 *Cavusgnathus unicornis* (YOUNGQUIST & MILLER); ARMSTRONG & PURNELL, Lám. 1, fig. 16.
 1990 Shared elements of *Cavusgnathus charactus* and *C. unicornis* REXROAD & HOROWITZ, p. 500, Lám. 1, fig. 20.
 1996 *Cavusgnathus unicornis* YOUNGQUIST & MILLER, KRUMHARDT, HARRIS & WATTS, Lám. 2, figs. 14, 15.
 1999 Non-platform elements of *Cavusgnathus* sp. SOMERVILLE, Lám. 1, fig. 13.

Material <i>Hindeodella tenuis</i> s.f.			
Capa	Sinestrales	Dextrales	Fragmentos
TZ2/4-1	1	1	
Pc3808	1		
AK1/7-1			2
ID1/5-3	1		1
ID2/8-2	1		
Pc2358	1		
Capa T	1		

Denominación morfotaxonómica: *Hindeodella tenuis* s.f. CLARKE, 1960.

Descripción

En los elementos S se pueden observar dos morfologías distintas. La primera es la ilustrada en los ejemplares TZ2/4-1/868 (Lám. 4, Fig. 8) e ID1/5-3/4 (Lám. 4, Fig. 9). Estos elementos se caracterizan por ser ramiformes bipennados de gran tamaño con un proceso "anterior" corto y un proceso "posterior" largo, aunque suele encontrarse fragmentado en la mayoría de los ejemplares. En vista "lateral interna" la barra del pro-

ceso "anterior" se encuentra comprimida "lateralmente", es bastante aplanada y aumenta su tamaño hacia el extremo "anterior". Presenta varios denticulos con sección transversal subredondeada que se inclinan progresivamente hacia la cúspide y "posteriormente" desde la parte "anterior".

La cúspide es prominente y marcadamente mayor en altura y anchura que los denticulos de los procesos, de sección subcircular y morfología alargada y redondeada. Se inclina "posteriormente". El proceso "posterior" es más largo que el proceso "anterior", la barra del proceso está comprimida "lateralmente" aunque hacia su parte "posterior" se puede volver más subredondeada. Presenta en su margen "basal" una superficie labiada de moderado desarrollo. La denticulación es típica de un elemento hindeodeliforme, con alternancia de denticulos grande entre 2 a 4 pequeños, redondeados e inclinados "posteriormente".

En vista "lateral interna" y "aboral", la cavidad basal de todos los ejemplares se sitúa debajo de la cúspide, es estrecha y se continúa en forma de surco por el margen "basal" de los procesos.

El otro tipo de elemento S es el representado por el ejemplar de la Capa T/3 (Lám. 4, Fig. 10) que en vista "lateral interna", presenta un proceso "posterior" comprimido "lateralmente", encontrándose la parte del elemento "anterior" a la cúspide fracturada. Ésta es alargada, de sección subcircular y se inclina "posteriormente". Se distinguen hasta 6 denticulos, los tres primeros fracturados por su base, y los dos penúltimos se encuentran fusionados en parte de su longitud y son subtriangulares. El último denticulo se inclina más "aboralmente" que los restantes y es subredondeado. Todos los denticulos se inclinan "posteriormente". Un surco "basal" recorre todo el margen "basal" del elemento.

Familia **Gnathodontidae** SWEET, 1988

Género **Gnathodus** PANDER, 1856

Especie tipo: *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY, 1926).

1856 *Gnathodus* PANDER, pp. 33, 34.

1926 *Polygnathus* ROUNDY, p. 13.

1953 *Gnathodus* HASS, p. 78.

1974 *Gnathodus* LANE & STRAKA, p. 71.

Diagnosis según NORBY (1976) y GRAYSON *et al.* (1990)

Uno de los aparatos conodontales mejor conocido del grupo es el de *Gnathodus bilineatus* que fue reconstruido por NORBY (1976) basándose en asociaciones naturales, y por MERRILL (1980) a partir de elementos disjuntos. Su plan arquitectónico es el que se

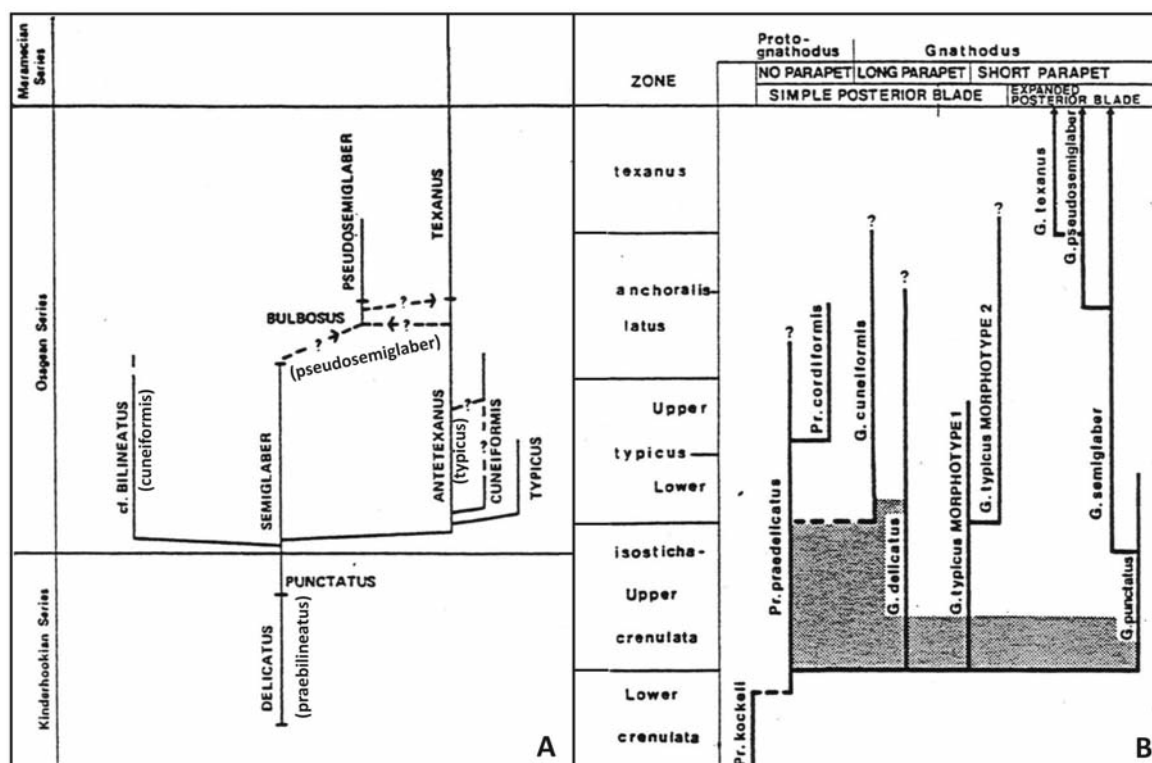


Figura 6.9.- Esquemas filogenéticos para *Gnathodus* propuestos por A) THOMPSON (1979) y B) LANE *et al.* (1980). Las especies entre paréntesis en la figura A son formas incluidas en sinonimia por LANE *et al.* (1980), según PERRET (1993). Modificado de PERRET (1993).

asume para este género con variaciones a nivel específico, fundamentalmente de su elemento P_1 , según el concepto de diferentes velocidades evolutivas de los elementos pectiniformes y ramiformes que componen el aparato (MERRILL *et al.*, 1990). Su aparato es septimembrado y está constituido por: elemento P_1 carminiescafado (x2), elemento P_2 angulado y ozarkodiniforme (x2), elemento M dolobrado synprioniodiniforme (*Synprioniodina microdenta* s.f. ELLISON, 1941) (x2), elemento S_0 alado de tipo hibbardélido (*Hibbardella acuta* s.f. MURRAY & CHRONIC, 1965) (x1), elementos S bipennados de tipo hindeodélido [S_1 *Hindeodella uncata* s.f. HASS, 1953, S_2 *Hindeodella simplex* s.f. HIGGINS & BOUCKAERT, 1968, $S_{3/4}$ *Hindeodella ibergensis* BISCHOFF, 1957} (x8). Todos los elementos, excepto los S_0 presentan su pareja simétrica. Los M, y todos los S son elementos vicariantes y pueden pertenecer a diferentes especies. Respecto al elemento P_2 , GRAYSON *et al.* (1990) distinguen dos formas distintas de elemento P_2 , la de *G. bilineatus* (generalmente las formas misisípicas de *Ozarkodina delicatula* s.f.) y la de *G. girtyi* (similar a las formas P_2 pensilvánicas de *Neognathodus*, adscritas también a *Ozarkodina delicatula* s.f.).

Discusión

La especie tipo original del género era *Gnathodus mosquensis* PANDER, 1926, pero sus tipos se perdieron y los ejemplares estaban pobremente ilustrados. Por ello, LANE & ZIEGLER (1984) propusieron como especie tipo a *Gnathodus texanus* ROUNDY, pero por desconocimiento

de su aparato conodontal por la falta de una asociación natural, optaron por *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY), del que se poseían asociaciones naturales, y por lo tanto, del que se conocía la composición de su aparato.

Los primeros gnatódidos se registran desde el Kinderhookiano superior en Norteamérica [Zona de conodontos de *isostichia-crenulata* superior como señalaron LANE *et al.* (1980) (Fig. 6.9) o Zona de conodontos *crenulata* inferior según SWEET (1988)] o desde el Tournaisiense superior en Europa [Zona de conodontos *Polygnathus mehli* de VARKER & SEVASTOPULO (1985) o Zona de conodontos *Gnathodus punctatus-Siphonodella* de PERRET (1993)], extendiéndose su rango estratigráfico hasta la base del Bashkiriense, al cruzar algunas de las especies de *Gnathodus* el límite Misisípico-Pensilvánico, para extinguirse no mucho después.

PERRET (1993) comparó los estudios y esquemas filogenéticos propuestos por THOMPSON (1979) y LANE *et al.* (1980) para el género (Fig. 6.9). En ambos trabajos, el género *Gnathodus* habría evolucionado a partir del género *Protognathodus*, en concreto de *Pr. praedelicatus* LANE, SANDBERG & ZIEGLER, cuyo ancestro sería *Pr. kockeli* (BISCHOFF). Como señala PERRET (1993), para LANE *et al.* (1980) la aparición de la mayoría de las especies de *Gnathodus* se habría producido en dos radiaciones, produciéndose primero la aparición de *Gnathodus delicatus* BRANSON & MEHL, *Gnathodus typicus* Morfotipo 1 COOPER y *Gna-*

		CARENA	
		simple	expandida
PARAPETO	corto	<i>typicus</i>	<i>punctatus</i>
	largo	<i>delicatus</i>	<i>bilineatus</i>

Figura. 6.10.- Clave para diferenciar los grupos de *Gnathodus* (LANE *et al.*, 1980).

thodus punctatus (COOPER), las cuales se originaron a partir de *Gnathodus praedelicatus*. En una segunda etapa, se habrían originado *Gnathodus cuneiformis* MEHL & THOMAS, *Gnathodus typicus* Morfotipo 2 COOPER y *Gnathodus semiglaber* BISCHOFF. PERRET (1993), en la Figura 4 de THOMPSON (1979, p. 228), observa que, por el contrario, la primera etapa sería de tipo progresiva, mientras que la segunda sería de tipo explosivo, apareciendo *Gnathodus cuneiformis*, *Gnathodus typicus* Morfotipo 2 y *Gnathodus semiglaber* de forma simultánea.

LANE *et al.* (1980), distinguieron cuatro grandes grupos en función de la longitud del parapeto y el tipo de carena, simple o expandida (Fig. 6.10):

Grupo de *Gnathodus typicus*—se incluyen las especies *Gnathodus typicus* y *Gnathodus austini* BELKA. Se caracterizan por presentar un parapeto “interno” corto y una carena simple.

Grupo de *Gnathodus delicatus*—comprende las especies *Gnathodus delicatus* y *Gnathodus cuneiformis*. Presentan un parapeto “interno” largo y una carena simple.

Grupo de *Gnathodus punctatus*—pertenecen a este grupo las especies *Gnathodus punctatus*, *Gnathodus semiglaber*, *Gnathodus pseudosemiglaber* THOMPSON & FELLOWS y *Gnathodus texanus* ROUNDY. Presentan parapeto “interno” corto y carena expandida.

Grupo de *Gnathodus bilineatus*—las formas de este grupo se caracterizan por un parapeto “interno” largo y por una carena expandida, como se observa en la especie *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY).

***Gnathodus bilineatus* s.l.**

SWEET (1988) indicó que durante su evolución a lo largo del Misisípico los grupos de *typicus*, *delicatus* y *punctatus* de LANE *et al.* (1980) tienden a simplificar sus elementos P₁. En cambio, *Gnathodus bilineatus*, presenta unos elementos P₁ bastante complejos, por lo que este autor presupone que esta especie estaría rela-

cionada con el grupo *delicatus*, el cual desarrolló elementos P₁ con parapetos largos, antes que con los otros dos grupos, y señala que la expansión de los denticulos se podría haber producido en el Misisípico medio. Por el contrario, BELKA (1985) opina que *Gnathodus bilineatus* habría derivado de su especie *Gnathodus praebilineatus* BELKA. Esta especie se caracteriza por una plataforma triangular y amplia, que posee un parapeto “interno” alargado formado por una fila de nódulos que puede alcanzar el extremo “posterior” del elemento, pero que no se encuentra tan desarrollado ni su ornamentación es como en *G. b. bilineatus*. La plataforma “externa” puede carecer de ornamentación o presentar nódulos escasos y dispuestos irregularmente y la carena es simple. BELKA (1985) considera a *Gnathodus praebilineatus* un homeomorfo de *Gnathodus delicatus*, aunque escoge a *Gnathodus semiglaber* BISCHOFF, un miembro del grupo *punctatus*, como el antecesor de *G. praebilineatus* y por tanto, de *G. bilineatus* (Fig. 6.11). *G. semiglaber* habría evolucionado a *G. praebilineatus* mediante el desarrollo del parapeto “interno” y reducción de la carena. PERRET (1993), concuerda con BELKA (1985) en que *Gn. praebilineatus* habría derivado de *Gn. semiglaber* (Fig. 6.11).

HASS (1953) reilustró los ejemplares de ROUNDY (1926), *Polygnathus bilineata* ROUNDY (holotipo, HASS, 1953, pp. 78-80, Lám. 14, fig. 26) y *Polygnathus texana* ROUNDY (HASS, 1953, pp. 78-80, Lám. 14, fig. 28) y resaltó de este último que la plataforma “externa” presenta un perfil en vista “oral” semicircular a subrectangular. La plataforma, que denominó expansión, presenta nódulos o nódulos y crestas que difieren en el tamaño y la forma, generalmente se dispuestos en filas concéntricas de nódulos por encima del ápice de la cavidad. El mencionado autor incluyó a *P. bilineata* s.f. ROUNDY y a *P. texana* s.f. ROUNDY en la especie *Gnathodus bilineatus*.

Dentro de la especie *G. bilineatus*, HIGGINS & BOUCKAERT (1968) definieron dos nuevas especies: *Gnathodus bilineatus bilineatus* y *Gnathodus bilineatus bollandensis* HIGGINS & BOUCKAERT a partir de las colecciones del Namuriense de Bélgica. *G. b. bollandensis* se diferencia de *G. b. bilineatus* fundamentalmente porque no posee la fila de nódulos que se dispone paralela al margen “externo” de la carena, en la menor sinuosidad y, en ocasiones, longitud del parapeto “interno”, y en el perfil semicircular de la plataforma “externa” en vista “oral”, en lugar de subcuadrangular como en *G. b. bilineatus*, así como en una ornamentación más austera y sin un patrón concreto de la plataforma “externa” (Fig. 6.12).

LANE & STRAKA (1974) consideraron que la descripción de *Polygnathus texana* elaborada por HASS (1953) sienta el concepto de *Gnathodus bilineatus*, poniendo énfasis en la disposición de los nódulos de la plataforma “externa” en forma de crestas concéntricas. Según LANE & STRAKA (1974) el patrón morfológico de la ornamen-

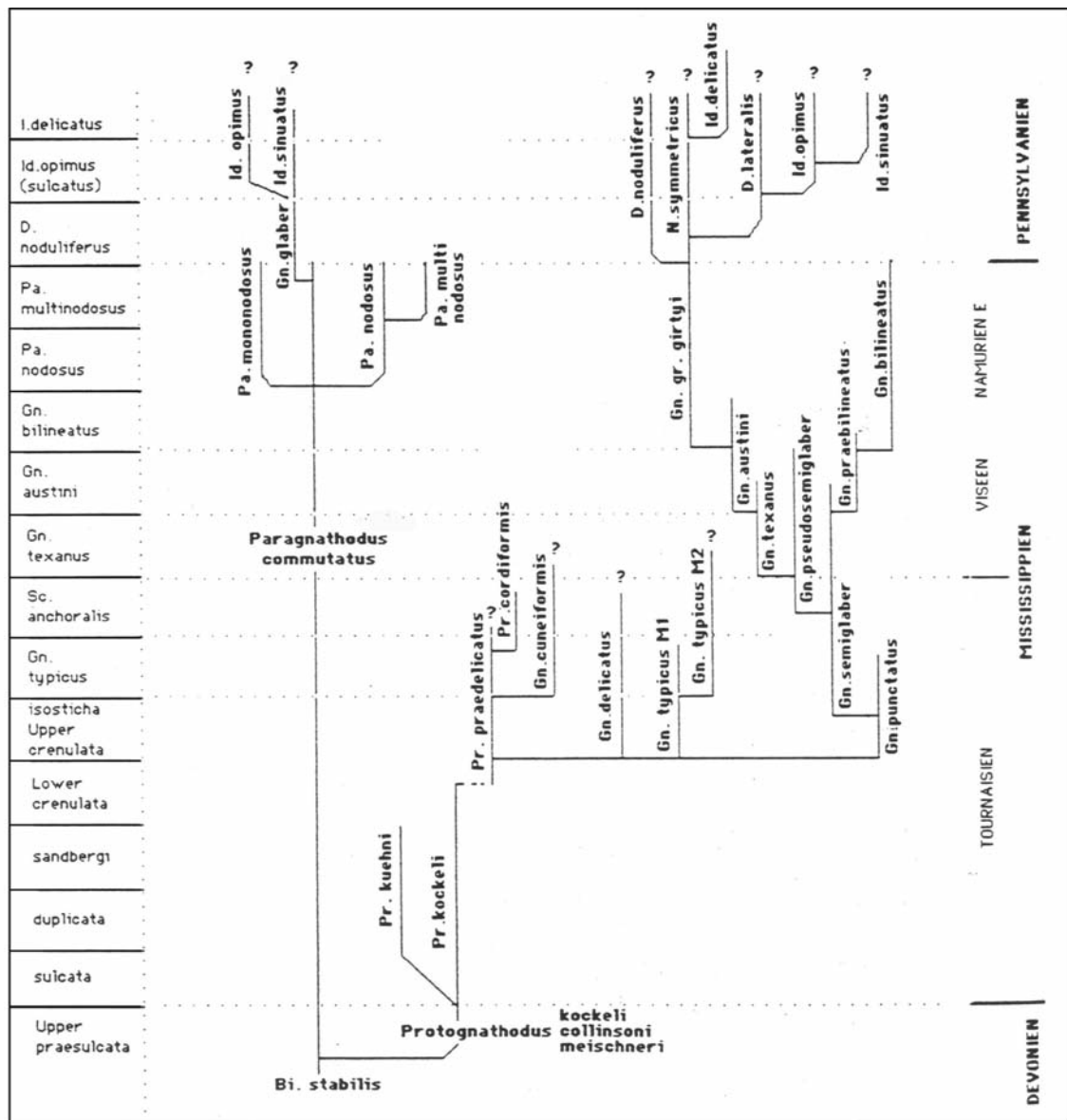


Figura 6.11.- Figura-resumen modificada de PERRET (1993), de las distintas propuestas concernientes a las relaciones filogenéticas pertenecientes a las familias Gnathodontidae a partir de las propuestas de diversos autores, tales como LANE *et al.* (1980) y BELKA (1985).

tación de la plataforma “externa” puede ser distinguido desde las formas juveniles manteniéndose hasta las formas gerónicas, mientras que el resto de caracteres morfológicos sufre según estos autores, una gran variabilidad multidireccional a lo largo de la ontogenia. Aunque los autores consideraron que estos patrones morfológicos podrían permitir la identificación a nivel específico, no los reconocieron como tal, sino como morfotipos de la especie *G. bilineatus*, hasta que pudiesen ser contrastados con los rangos estratigráficos. En sus colecciones, los morfotipos presentan intergradación y señalaron que no eran significativos desde el punto de vista estratigráfico. Distinguieron cuatro morfotipos en función del tipo y disposición de la ornamentación (morfotipos α , β , γ y δ), incluyendo en un mismo morfotipo ejemplares con, según su concepto, una ornamentación similar pero que eran especies distintas, y que como posteriormente se determinó, con gran valor

bioestratigráfico (por ejemplo, en el morfotipo α incluyeron elementos de *Gnathodus bilineatus bilineatus* y de *Gnathodus bollandensis*).

HIGGINS (1975) describió e ilustró los cambios morfológicos que se producen en la ontogenia de *Gnathodus bilineatus bilineatus*, así como en la de *Gnathodus bilineatus bollandensis*. Un aspecto que resalta este autor es que las formas juveniles de *G. b. bilineatus* se asemejan a las de *G. b. bollandensis*. Posteriormente, diversos autores (ej.: MENÉNDEZ-ÁLVAREZ, 1991; SKOMPSKI, 1996; NEMYROVSKA *et al.*, 2011) han preferido elevar al rango de especie la subespecie *G. b. bollandensis* ya que consideran que los caracteres morfológicos son los suficientemente determinantes como ser considerada una especie distinta de *G. b. bilineatus*, aunque otros autores mantienen los nombres subespecíficos.

1.-Parapeto "interno" corto. No alcanza el extremo "posterior" del elemento.

a. Parapeto "interno", por lo general, convexo en su parte "posterior", y con una longitud de hasta 2/3 partes de la plataforma "interna". Plataforma muy asimétrica, siendo la "externa" más ancha en la parte "anterior" disminuyendo progresivamente su anchura hacia la parte "posterior". Carena expandida en la parte "posterior" sólo en formas adultas.

Gnathodus joseramoni A

b. Plataforma con forma espatulada. Parapeto "interno" dirigido oblicuamente, alejándose de la carena. Plataforma "externa" con filas de nódulos dispuestas concéntricamente y bien desarrollada.

Gnathodus kiensis B

c. Plataforma con forma espatulada. Parapeto "interno" dirigido oblicuamente, alejándose de la carena. Plataforma "externa" con filas de nódulos poco desarrollados.

Gnathodus cantabricus C

2.-Parapeto "interno" largo. Próximo o alcanza el extremo "posterior" del elemento.

a. Carena simple

Gnathodus praebilineatus D

b. Carena expandida

b.1. Carena se extiende más hacia la parte "posterior" que la plataforma

b.1.a. Plataforma muy asimétrica y triangular. Plataforma "externa" con forma alada y nódulos dispuestos en filas paralelas a su margen "externo". Surco adcarenal marcado entre el parapeto "interno" y la carena.

Gnathodus bilineatus remus E

b.1.b. Plataforma asimétrica. Plataforma "externa" amplia y redondeada, con escasa ornamentación. Surco adcarenal marcado entre el parapeto "interno" y la carena.

Gnathodus bilineatus romulus F

b.2. Carena y parapeto próximos en la parte "posterior" del elemento.

b.2.a. Fila de nódulos en la parte "posterior" de la plataforma "externa", paralelos a la carena.

b.2.a.1. Plataforma subcuadrangular, amplia y asimétrica. Parapeto "interno" bien desarrollado. Plataforma "externa" con ornamentación variada.

Gnathodus bilineatus bilineatus G

b.2.a.2. Parte "posterior" de la plataforma estrecha con una fila de nódulos a ambos lados de la carena. Plataforma "externa" trapezoidal.

Gnathodus bilineatus leonicus H

b.2.a.3. Parapeto "interno" con forma de rampa. En la parte "anterior" se encuentra paralelo a la carena, pero distalmente se separa de ésta. Presencia de un surco entre la carena y el parapeto "interno" en la parte "posterior" de la plataforma.

Gnathodus truyolsi I

b.2.b. Ausencia de una fila de nódulos s.s. en la parte "posterior" de la plataforma externa.

b.2.b.1. Ornamentación de la plataforma "externa" poco desarrollada o ausente.

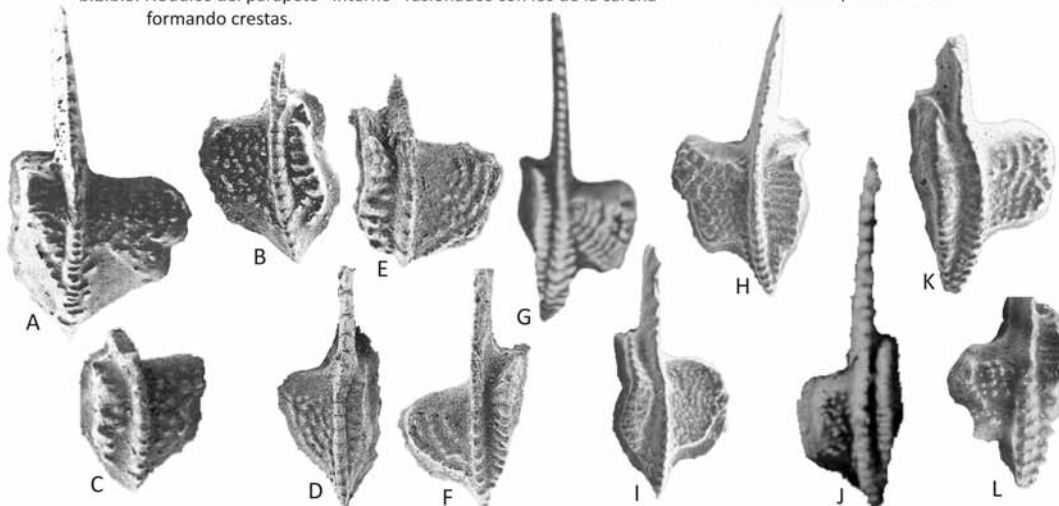
Gnathodus bollandensis J

b.2.b.2. Parapeto "interno" alto, de similar altura que la carena, estrecho y separado de la carena por un surco adcarenal profundo. Plataforma "externa" localizada en la parte media de la plataforma completa del elemento.

Gnathodus millarensis K

b.2.b.3. Nódulos del parapeto "interno" fusionados con los de la carena formando crestas.

Gnathodus postbilineatus L



A partir de la década de 1990, se han definido numerosas especies y subespecies nuevas relacionadas con el Grupo de *Gnathodus bilineatus*, muchas de ellas con un gran valor bioestratigráfico a nivel local o incluso regional. En la Figura 6.12, se ha elaborado una clave para la distinción de las diversas especies y subespecies del grupo *bilineatus*.

A partir del material de la sección de Aksu en Tien Shan (Asia Central), NIGMADANOV & NEMIROVSKAYA (1992) determinaron la especie *Gnathodus postbilineatus* NIGMADANOV & NEMIROVSKAYA, que habría evolucionado a partir de *G. b. bollandensis* por fusión del parapeto “interno” y de la carena en su parte “posterior” formando crestas y surcos transversales a la plataforma (Fig. 6.12). Este es un taxón importante bioestratigráficamente ya que partir de su primera presencia (FAD), definen la Zona de *G. postbilineatus* en el Arnsbergiense superior, que posteriormente NEMYROVSKA (1999) reconoce en la Cuenca de Donets en Ucrania.

PAZUKHIN (en KULAGINA *et al.*, 1992) en los Urales Meridionales (Ucrania) define una nueva especie, *Gnathodus kiensis* PAZUKHIN, (Fig. 6.12) y, posteriormente, BELKA & LEHMANN (1998) describen la especie *Gnathodus cantabricus* a partir de las asociaciones de conodontos de la Zona Cantábrica (España) (Fig. 6.12) con una morfología muy similar a *G. kiensis*. SANZ-LÓPEZ *et al.* (2004) señalan que formas similares a las de *G. cantabricus* se pueden reconocer en formas juveniles de *G. kiensis* y que elementos idénticos al holotipo de *G. cantabricus* BELKA & LEHMANN fueron reconocidos en una muestra de MENÉNDEZ-ÁLVAREZ (1991), siendo formas con una ornamentación muy marcada en la plataforma “externa”. Para SANZ-LÓPEZ *et al.* (2004), las formas reconocidas como *G. cantabricus* entrarían dentro del rango de variabilidad morfológica de *G. kiensis*, que por ser la especie más antigua tendría preferencia. NEMYROVSKA (2005), por el contrario, considera que *G. kiensis* y *G. cantabricus* difieren morfológicamente lo suficiente como para

poder ser consideradas dos especies distintas, y que además, presentan rangos estratigráficos ligeramente diferentes, aunque menciona que se necesitarían estudios adicionales para evitar confusión a la hora de determinar algunos ejemplares que pueden ser confundidos.

En su trabajo de 1998 en el Ober Röhre (Alemania), MEISCHNER & NEMYROVSKA definen dos nuevas subespecies de *Gnathodus bilineatus*: *Gnathodus bilineatus remus* MEISCHNER & NEMYROVSKA y *Gnathodus bilineatus romulus* MEISCHNER & NEMYROVSKA (Fig. 6.12). Respecto a *G. praebilineatus*, destacan que el concepto de *G. praebilineatus* ha ido ampliándose de forma que muchos autores han asignado a *G. praebilineatus* aquellas formas primitivas de *G. bilineatus* que no concuerdan con el concepto de *G. bilineatus* propiamente dicho, pero que tampoco encajan dentro del concepto original de BELKA (1985) de *G. praebilineatus*. Señalan como incluso BELKA en trabajos posteriores (BELKA & KORN, 1994, BELKA & LEHMANN, 1998) amplió el concepto original de *G. praebilineatus*. En sus asociaciones también recuperaron formas transicionales entre *G. delicatus* y *G. praebilineatus*, pero no entre *G. semiglaber* y *G. praebilineatus*, en contra de la hipótesis de BELKA (1985).

Gnathodus joseramoni SANZ-LÓPEZ, BLANCO-FERRERA & GARCÍA-LÓPEZ, definido a partir de las asociaciones de conodontos de la Zona Cantábrica (sección de Millaró), fue considerado por SANZ-LÓPEZ *et al.* (2004) como un precursor de *Gnathodus kiensis* PAZUKHIN y habría evolucionado a partir de *Gnathodus semiglaber* (Figs. 6.12 y 6.13). Posteriormente, SANZ-LÓPEZ *et al.* (2007) realizaron un amplio estudio del material de *G. bilineatus* de las formaciones Alba y Barcaliente en la sección de Millaró y de colecciones previas de la Formación Alba de las secciones de El Portillín y sección de Carranques, definiendo nuevas especies de *Gnathodus*, del grupo *bilineatus*, en facies profundas como las especies *Gnathodus milla-*

Figura 6.12.- Clave para la determinación de las distintas especies y subespecies del Grupo *Gnathodus bilineatus*. A) *Gnathodus joseramoni* SANZ-LÓPEZ, BLANCO-FERRERA & GARCÍA-LÓPEZ, ilustración tomada de SANZ-LÓPEZ *et al.* (2004, lám. 2, fig. 8); B) *Gnathodus kiensis* PAZUKHIN (en KULAGINA *et al.*, 1992), ilustración tomada de SANZ-LÓPEZ *et al.* (2004, lám. 2, fig. 14); C) *Gnathodus cantabricus* BELKA & LEHMANN, ilustración tomada de BLANCO-FERRERA *et al.* (2005, fig. 6.15); D) *Gnathodus praebilineatus* BELKA, ilustración tomada de NEMYROVSKA (2005, lám. 4, fig. 7); E) *Gnathodus bilineatus remus* MEISCHNER & NEMYROVSKA, ilustración tomada de NEMYROVSKA (2005, lám. 5, fig. 1); F) *Gnathodus bilineatus romulus* MEISCHNER & NEMYROVSKA, ilustración tomada de NEMYROVSKA (2005, lám. 5, fig. 9); G) *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY), ilustración tomada de HASS (1953, lám. 14, fig. 29); H) *Gnathodus bilineatus leonicus* SANZ-LÓPEZ, BLANCO-FERRERA, SÁNCHEZ DE POSADA & GARCÍA-LÓPEZ, ilustración tomada de SANZ-LÓPEZ *et al.* (2007, lám. 1, fig. 17); I) *Gnathodus truyolsi* SANZ-LÓPEZ, BLANCO-FERRERA, SÁNCHEZ DE POSADA & GARCÍA-LÓPEZ, ilustración tomada de SANZ-LÓPEZ *et al.* (2007, lám. 2, fig. 15); J) *Gnathodus bollandensis* (HIGGINS & BOUCKAERT), ilustración tomada de HIGGINS & BOUCKAERT (1968, lám. 2, fig. 10); K) *Gnathodus millarensis* SANZ-LÓPEZ, BLANCO-FERRERA, SÁNCHEZ DE POSADA & GARCÍA-LÓPEZ, ilustración tomada de SANZ-LÓPEZ *et al.* (2007, lám. 2, fig. 3); L) *Gnathodus postbilineatus* NIGMADANOV & NEMIROVSKAYA, ilustración tomada de NIGMADANOV & NEMIROVSKAYA (1992, lám. 1, fig. 9).

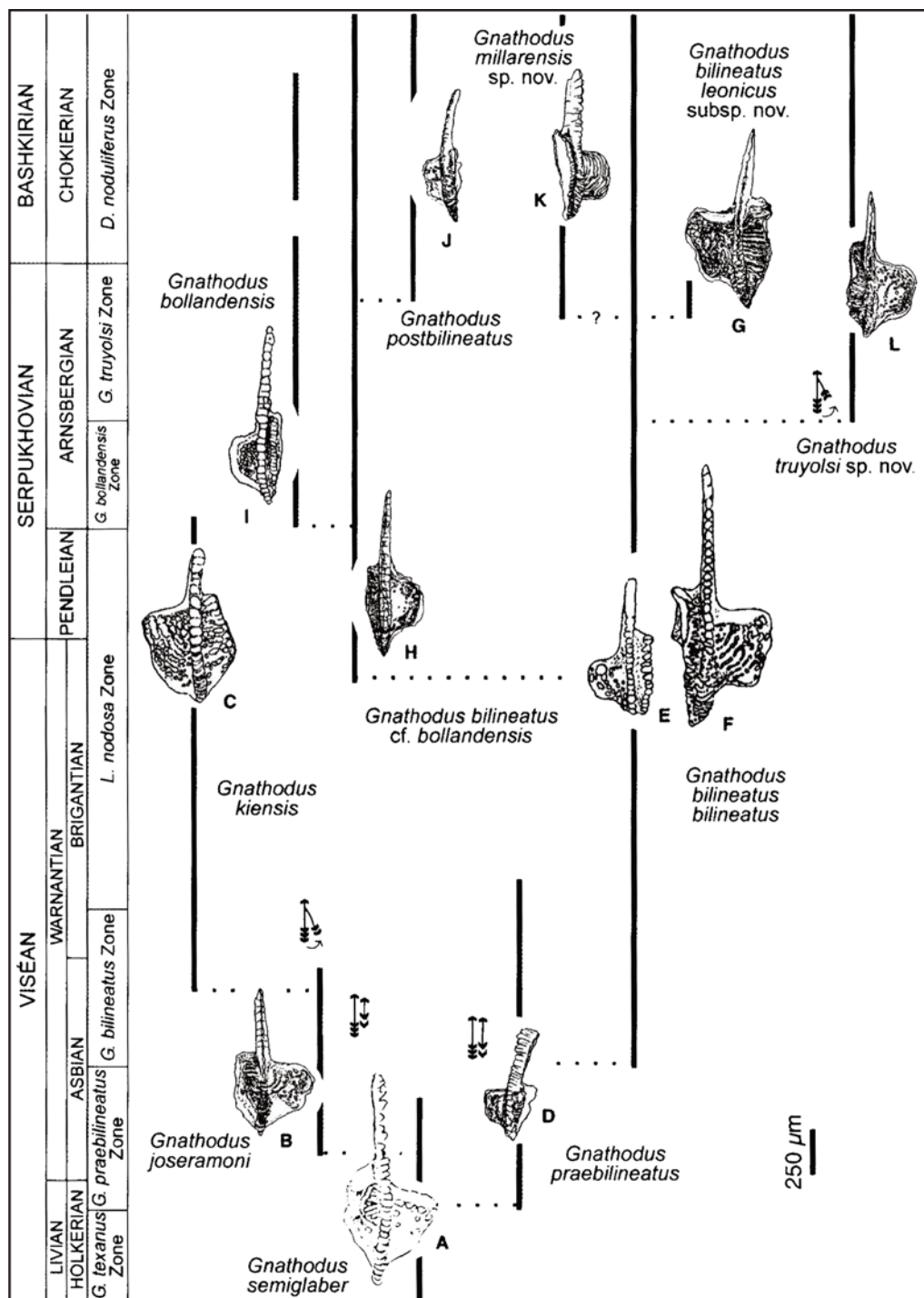


Figura 6.13.- Esquema filogenético de las especies de *Gnathodus* propuesto por SANZ-LÓPEZ *et al.* (2004) basado en asociaciones de secciones de aguas profundas. Escala gráfica=250 micras (SANZ-LÓPEZ *et al.*, 2004).

rensis SANZ-LÓPEZ, BLANCO-FERRERA, SÁNCHEZ DE POSADA & GARCÍA-LÓPEZ y *Gnathodus truyolsi* SANZ-LÓPEZ, BLANCO-FERRERA, SÁNCHEZ DE POSADA & GARCÍA-LÓPEZ y la subespecie *Gnathodus bilineatus leonicus* SANZ-LÓPEZ, BLANCO-FERRERA, SÁNCHEZ DE POSADA & GARCÍA-LÓPEZ, siendo todas ellas formas arnsbergienses (Fig. 6.12). Entre estos taxones, *G. truyolsi* presenta un importante valor bioestratigráfico ya que su FAD permitió a los autores definir la zona de conodontos homónima para el Arnsbergiense del Norte de la Península Ibérica, al reconocer la misma especie también en los Pirineos (formaciones de Aspe-

Brousset e Iraty), además de proponer las diversas relaciones filogenéticas entre las distintas especies y subespecies del Grupo *bilineatus* reconocidas en la Zona Cantábrica (Fig. 6.13).

Gnathodus girtyi s.l.

HASS (1953) consideró originalmente, que las formas pertenecientes a *G. girtyi* presentaban una plataforma con dos parapetos a ambos lados de una carena central, desarrollados fundamentalmente en su parte “anterior”. La parte “posterior” de la plataforma y pa-

rapetos la formaban nódulos que podían fusionarse con la carena y estar ausentes en la plataforma “externa”. BISCHOFF (1957) incluyó formas con parapetos bien desarrollados pero con una carena menos desarrollada.

Esta modificación del concepto de *G. girtyi* realizada por BISCHOFF (1957) favoreció, según HIGGINS (1975), la determinación de nuevas subespecies, de forma que las formas con dos parapetos desarrollados que alcanzaban el extremo “posterior” del elemento e ilustradas por HASS (1953), se denominaron *Gnathodus girtyi girtyi* HASS. Se definieron así las subespecies *Gnathodus girtyi simplex* DUNN, *Gnathodus girtyi intermedius* GLOBENSKY, *Gnathodus girtyi collinsoni* RHODES, AUSTIN & DRUCE, *Gnathodus girtyi soniae* RHODES, AUSTIN & DRUCE, *Gnathodus girtyi meischneri* AUSTIN & HUSRI y *Gnathodus girtyi rhodesi* HIGGINS. HIGGINS (1975) estudió la variabilidad morfológica de las distintas subespecies conocidas hasta el momento y proporcionó una clave para su determinación (Fig. 6.14, sólo las primeras 6 especies, no incluye *G. g. meischneri* en su esquema) debido a la gran variabilidad morfológica de la especie. *G. girtyi*, presentaría, entonces, un rango estratigráfico muy amplio, extendiéndose desde el Viseense, hasta por lo general el Serpujoviense, pudiendo llegar a superar el límite Misisípico-Pensilvánico, alcanzando el Bashkiriense basal (HIGGINS, 1975).

En NEMYROVSKA (2005) se describe una nueva subespecie de *G. girtyi*, *Gnathodus girtyi pyrenaeus* NEMYROVSKA & PERRET, basada en ejemplares ilustrados por PERRET (1993) de sus colecciones de los Pirineos (Fig. 6.14). Su carena se extiende “posteriormente” algo más que la plataforma, los parapetos tienen la misma longitud y el parapeto “externo” puede estar cubierto de nódulos o presentarlos sólo en su parte “anterior” o a lo largo de su margen.

PERRET (1993) señala que los caracteres del Grupo de *Gnathodus bilineatus* definido por LANE *et al.* (1980) pueden ser muy variables e incluye dentro de este grupo a *Gnathodus girtyi* HASS debido a que su parapeto “interno” alcanza por lo general, el extremo “posterior” de la plataforma, y por la presencia de una carena que puede presentar una falsa “expansión” por fusionarse los nódulos de la carena con los de los parapetos. En cambio para SWEET (1988), *Gnathodus girtyi* HASS puede ser un miembro simplificado del grupo de *Gnathodus delicatus*, ya que este grupo se caracteriza por un parapeto largo y nódulos simples en su parte posterior. En cambio, BELKA (1985) considera que *G. girtyi* habría derivado de la especie *G. austini* BELKA, definida en ese mismo trabajo, la cual habría evolucionado a su vez, de *G. texanus* (perteneciente al grupo *punctatus*). Este linaje evolutivo, *G. texanus* a *G. austini* a *G. girtyi* se caracterizaría por un incremento de la plataforma y su ornamentación.

“*Gnathodus*” *homopunctatus*

Una de las especies del género *Gnathodus*, “*Gnathodus*” *homopunctatus* ZIEGLER, ha sido revisada recientemente por ATAKUL-ÖZDEMİR *et al.* (2012). Estos autores, como STONE (1991), señalan que NORBY (1976) sugirió que la relación entre *Lochriea* y “*Gnathodus*” *symmutatus* y “*Gnathodus*” *homopunctatus* debería estudiarse con más detalle (una vez recuperados el resto de elementos del aparato conodontal de estas dos especies de *Gnathodus*). Según su hipótesis, *Lochriea commutata* y *Gnathodus symmutatus* podrían haber evolucionado de un ancestro similar casi simultáneamente, y este último haber dado lugar a “*G.*” *homopunctatus*, de forma que “*G.*” *homopunctatus* y “*G.*” *symmutatus* podrían pertenecer a *Lochriea*.

ATAKUL-ÖZDEMİR *et al.* (2012) recuperaron de materiales del Arundiense, elementos P₁ de *Gnathodus homopunctatus* y una serie de elementos P₂, M, y S (S_{3/4}) que, una vez asignados el resto de elementos ramiformes a las 11 especies multielementales registradas en la misma colección y cuyos aparatos conodontales son bien conocidos, quedaban elementos ramiformes sin poder ser atribuidos a ninguna de éstas. Debido a esto, consideraron que esos elementos P₂, M y S (ATAKUL-ÖZDEMİR *et al.*, 2012, fig. 2) serían el resto de elementos que compondrían el aparato multielemental de la especie conocida generalmente como “*Gnathodus*” o “*Pseudognathodus*” *homopunctatus*. Empleando la metodología y base de datos de DONOGHUE *et al.* (2008), pero añadiendo la nueva información proporcionada por estos elementos, realizaron nuevos análisis cladísticos a este grupo. ATAKUL-ÖZDEMİR *et al.* (2012) señalaron la importancia de contar no sólo con la información del elemento P₁, sino también la proporcionada por el resto de elementos, para comprobar la hipótesis de NORBY (1976), y las relaciones filogenéticas de “*Gnathodus homopunctatus*” con otros grupos. De los resultados obtenidos, en los 15 árboles producidos, “*Gnathodus*” *homopunctatus* formaba constantemente un clado con las especies de *Lochriea* incluidas en el análisis [“*L.*” *homopunctatus* (*L. commutata* + *L. saharae*)]. ATAKUL-ÖZDEMİR *et al.* (2012) incluyeron este taxón dentro del género *Lochriea*, como ya indicó NORBY (1976), siendo además, su forma más primitiva.

En el presente trabajo se expone la propuesta de ATAKUL-ÖZDEMİR *et al.* (2012) sobre la posible relación de “*Gnathodus*” *homopunctatus* y *Lochriea* pero al no conocerse una asociación natural donde se registre el aparato de esta especie, “*G.*” *homopunctatus* se sigue adscribiendo al género *Gnathodus*, aunque con cautela, entrecomillando su asignación genérica para denotar que ésta puede variar en el momento en que se disponga de más material y la propuesta de estos autores pueda ser contrastada.

1.- Parapeto "externo" ausente o reducido a 1 o 2 nódulos		
a. Parapeto "interno" se extiende hasta el extremo "posterior" de la carena	<i>Gnathodus girtyi simplex</i>	A
b. Parapeto "interno" restringido a parte "anterior" del elemento	<i>Gnathodus girtyi collinsoni</i>	B
2.- Ambos parapetos desarrollados		
a. Parapeto "externo" desarrollado "anteriormente" pero nódulos aislados "posteriormente"	<i>Gnathodus girtyi girtyi</i>	C
b. Parapeto "externo" desarrollado como una cresta baja que alcanza el extremo "posterior", parapeto "interno" restringido "anteriormente"	<i>Gnathodus girtyi rhodesi</i>	D
c. Parapetos unidos en el extremo "posterior", carena formada por nódulos discretos en la parte "posterior" de la plataforma	<i>Gnathodus girtyi intermedius</i>	E
d. 1 o 2 nódulos en la plataforma "externa"	<i>Gnathodus girtyi soniae</i>	F
e. parapetos restringidos "a la parte "anterior" y media de la plataforma; parapeto "externo" más bajo y corto que el parapeto "interno"	<i>Gnathodus girtyi meischneri</i>	G
f. parte "anterior" del parapeto "externo" dividido en pequeños nódulos o plano y cubierto por nódulos dispuestos irregularmente	<i>Gnathodus girtyi pyrenaeus</i>	H

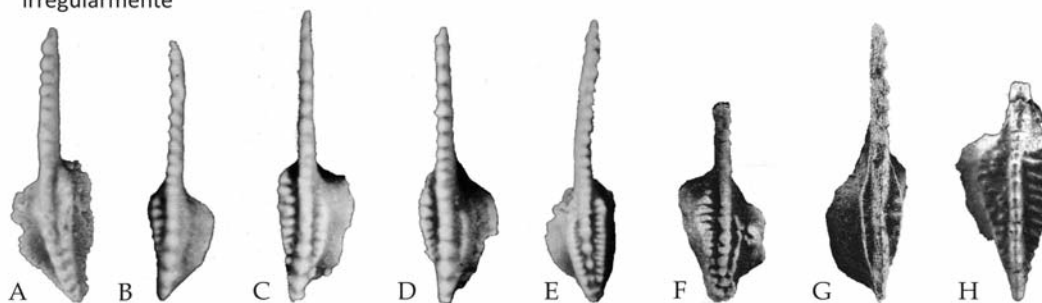


Figura 6.14.- Clave para la determinación de las distintas subespecies de *Gnathodus girtyi* basada en la clave propuesta por HIGGINS (1975) e incluyendo otras dos subespecies, *Gnathodus girtyi meischneri* AUSTIN & HUSRI y *Gnathodus girtyi pyrenaeus* NEMYROVSKA & PERRET. A) *Gnathodus girtyi simplex* DUNN, ilustración tomada de HIGGINS (1975, lám. 9, fig. 11), B) *Gnathodus girtyi collinsoni* RHODES, AUSTIN & DRUCE, ilustración tomada de HIGGINS (1975, lám. 10, fig. 2); C) *Gnathodus girtyi girtyi* HASS, ilustración tomada de HIGGINS (1975, lám. 10, fig. 6); D) *Gnathodus girtyi rhodesi* HIGGINS, ilustración tomada de HIGGINS (1975, lám. 10, fig. 3); E) *Gnathodus girtyi intermedius* GLOBENSKY, ilustración tomada de HIGGINS (1975, lám. 9, fig. 3), F) *Gnathodus girtyi soniae* RHODES, AUSTIN & DRUCE, ilustración tomada de HIGGINS (1975, lám. 9, fig. 10); G) *Gnathodus girtyi meischneri* AUSTIN & HUSRI, ilustración tomada de SKOMPSKI (1996, lám. 2, fig. 1); H) *Gnathodus girtyi pyrenaeus* NEMYROVSKA & PERRET, ilustración tomada de NEMYROVSKA (2005, lám. 7, fig. 8).

Elementos ramiformes M y S

GRAYSON *et al.* (1990) revisaron las relaciones filogenéticas entre formas de gnathodontideos del Misisípico superior (*G. bilineatus* y *G. girtyi*) y de idiognathodontideos del Pensilvánico (*Declinognathodus*, *Idiognathoides*, *Idiognathodus* y *Neognathodus*). Para ello estudiaron los aparatos en sentido multielemental de estos taxones, empleando no sólo material de las secciones norteamericanas, como lo hicieron DUNN (1970a) o STRAKA & LANE (1970), sino también de otras partes del mundo, como por ejemplo las asociaciones registradas por HIGGINS & BOUCKERT (1968) en Bélgica y por HIGGINS (1975) en Inglaterra para un intervalo de tiempo similar. Observaron que los elementos Pa y Pb (=P₁ y P₂ respectivamente) presentaban la mayor variación morfoló-

gica mientras que los elementos M y S parecían mantenerse estables, en concordancia con la distinta capacidad evolutiva de los distintos elementos del aparato conodontal expuesta por MERRIL *et al.* (1990). De las distintas conclusiones a las que llegaron (expuestas en detalle dentro de la discusión de la Familia Idiognathodontidae), GRAYSON *et al.* (1990) propusieron que el ancestro de *Declinognathodus* y probablemente *Idiognathodus* (Familia Idiognathodontidae), sería *G. bilineatus*. Estos autores se basan en la similitud de sus elementos Pb (=P₂), y en que los elementos M, Sa, Sb, Sc y Sd (=S₀, S₁, S₂ y S_{3/4}, respectivamente) serían homólogos entre los representantes de su Familia Gnathodontidae, en la que incluyen tanto los taxones de la Familia Gnathodontidae de SWEET (1988) como también a los representantes de la Familia Idiognathodontidae de este último autor debido

a las relaciones filogenéticas tan estrechas al considerar todos los componentes del aparato multielemental de estos distintos taxones. En función de lo anterior, GRAYSON *et al.* (1990) se refieren a los elementos ramiformes que ocupan las posiciones M y S de estos taxones como “elementos vicariantes de gnathodontideos”.

Elementos M y S similares a los descritos por GRAYSON *et al.* (1990), HIGGINS & BOUCKAERT (1968) y HIGGINS (1975) entre otros, no sólo se registran en materiales del Misisípico superior-Pensilvánico, sino también en materiales del Viseense (Misisípico medio). NEMYROVSKA *et al.* (2006) en el Valle de Saoura (Cuenca de Béchar, Algeria), ilustra diversos elementos de tipo ramiforme que se corresponden con los elementos ramiformes M y S, considerados como elementos vicariantes de GRAYSON *et al.* (1990), aunque la autora se refiere a ellos mediante sus nombres morfotaxonómicos y no los asigna a ninguna especie multielemental de las registradas. En las mismas muestras donde se registran estos elementos M y S, también se registran diversas especies de *Gnathodus* como *G. delicatus*, *G. texanus*, *G. semiglaber*, *G. pseudosemiglaber*, *G. praebilineatus*, *G. girtyi* *G. bilineatus* s. l. y formas transicionales entre *G. pseudosemiglaber* y *G. girtyi* y entre *G. delicatus* y *G. praebilineatus*. Otros autores como DEAN (1987) y SOMERVILLE (1999) consideran que los elementos M, S e incluso P₂, son elementos vicariantes del género *Gnathodus*, agrupándolos en sus trabajos bajo el nombre “elementos ramiformes de *Gnathodus* spp.”. De hecho, DEAN (1987) menciona que según NORBY (1976) los elementos que no eran de tipo plataforma y que ocupaban posiciones homólogas eran idénticos o por lo menos muy similares y que incluso, este último autor consideró, a partir de asociaciones de *Gnathodus* de Malasia, que los elementos cuya morfología no era de plataforma (pectiniformes carminiescafiados) de *G. girtyi* eran esencialmente los mismos que los elementos que no eran de tipo plataforma de *G. bilineatus*.

En función de lo expuesto, en esta Tesis Doctoral se sigue la propuesta de GRAYSON *et al.* (1990) reconociéndose los elementos ramiformes M y S tanto de la Familia Gnathodontidae como de la Familia Idiognathodontidae como elementos vicariantes de ambas familias, describiéndose bajo este nombre después de la exposición y determinación de las distintas especies de ambas familias.

***Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY, 1926)**

(Elemento P₁)

Lámina 4, Figuras 11-17

- ?1856 *Gnathodus mosquensis* PANDER, pp. 33, 34, Lám. 2A, figs. 10a-c.
- ?1900 *Polygnathus* (*Gnathodus*) *mosquensis* PANDER (sic); HINDE, p. 342, Lám. 9, fig. 2.
- *1926 *Polygnathus bilineatus* n. sp. ROUNDY, p. 13, Lám. 3, figs. 10a-c.
- 1926 *Polygnathus texanus* ROUNDY, p. 14, Lám. 3, figs. 13a, b.
- p.1941a *Gnathodus pustulosus* BRANSON & MEHL, p. 172, Lám. 5, figs. 33-37, 39 [non figs. 32, 38=*G. bilineatus leonicus* SANZ-LÓPEZ, BLANCO-FERRERA, SANCHEZ DE POSADA & GARCÍA-LÓPEZ].
- 1953 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); HASS, pp. 78-80, Lám. 14, Figs. 25, 29 [cop. ROUNDY (1926)].
- 1957 *Gnathodus modocensis* REXROAD, pp. 30, 31, Lám. 1, figs. 15-17.
- 1957 *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY); BISCHOFF, p. 21, Lám. 3, figs. 11, 15, 20; Lám. 4, fig. 1.
- 1958 *Gnathodus modocensis* REXROAD; REXROAD, pp. 17, 18, Lám. 1, figs. 1, 2.
- 1959 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); VOGES, pp. 282, 283, T. 33, figs. 28-30.
- 1960 *Gnathodus smithi* CLARKE, p. 26, Lám. 4, figs. 13, 14; Lám. 5, figs. 9, 10.
- 1961 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); HIGGINS, Lám. 10, fig. 5.
- p.1962 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); HIGGINS, Lám. 2, fig. 25 [solo, Lám. 3, fig. 32=*Gnathodus joseramoni* SANZ-LÓPEZ, BLANCO-FERRERA & GARCÍA-LÓPEZ].
- 1964 *Gnathodus bilineatus modocensis* REXROAD; REXROAD & FURNISH, pp. 670, 671, Lám. 111, figs. 4, 5.
- 1967 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); GLOBENSKY, p. 440, Lám. 58, figs. 9, 13.
- 1967 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); ADRICHEM BOOGAERT, Lám. 2, figs. 4-6.
- 1968 *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY); HIGGINS & BOUCKAERT, p. 29, Lám. 3, fig. 9.
- 1969 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); RHODES, AUSTIN & DRUCE, pp. 94, 95, Lám. 18, figs. 14a-17d.
- p.1970 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); MARKS & WENSINK, p. 259, Lám. 2, figs. 3-8, 10 (figs. 9, 11=*G. joseramoni* SANZ-LÓPEZ, BLANCO-FERRERA & GARCÍA-LÓPEZ).
- 1973 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); AUSTIN & ALDRIDGE, Lám. 1, fig. 1, Lám. 2, figs. 1, 7, 11.
- 1974 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); MATTHEWS & THOMAS, Lám. 50, fig. 19, Lám. 51, figs. 12-15, 20-24.
- p.?1974 *Gnathodus* sp. indet. MATTHEWS & THOMAS, Lám. 50, figs. 20, 22 [non Lám. 51, figs. 1-3, 18?, 19=*Gnathodus joseramoni* SANZ-LÓPEZ, BLANCO-FERRERA & GARCÍA-LÓPEZ].
- 1975 *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY); HIGGINS, pp. 28, 29, Lám. 11, figs. 1-4, 6, 7.
- 1980 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); METCALFE, p. 302, Lám. 38, figs. 5, 8, 9.
- 1980 *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY); SKOMPSKI & SOBOŃ-PODGÓRSKA, Lám. 5, fig. 4.
- 1981 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); METCALFE, p. 47, Lám. 3, figs. 2a, b, 3a-d [non figs. 4a-d=*Gnathodus kiensis* PAZUKHIN].
- p.1982 *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY); HIGGINS & WAGNER-GENTIS, pp. 328-330, Lám. 34, figs. 1, 3, 19, 20, 22, 24-26 [non fig. 3=*Gnathodus joseramoni* SANZ-LÓPEZ, BLANCO-FERRERA & GARCÍA-LÓPEZ].
- v.1982 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); VON BITTER & PLINT-GEERL, pp. 200, 201, Lám. 6, fig. 10.
- 1983a *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); METCALFE, Lám. 2, fig. 17 [cop. METCALFE (1980)].
- 1985 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); VARKER & SEVASTOPULO, p. 198, Lám. 5.4, fig. 19, 20.
- 1985 *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY); HIGGINS, p. 218, Lám. 61, figs. 1, 2.
- 1985 *Gnathodus bilineatus bollandensis* HIGGINS & BOUCKAERT; HIGGINS, p. 218, Lám. 6.1, figs. 4, 5.
- 1985 *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY); WEYANT & MASSA, p. 90, Lám. I, fig. 1.

- 1985 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); HUSRI & AUSTIN, Lám. 1, fig. 10.
- 1986 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); MAPES & REXROAD, Lám. 2, figs. 29-37.
- 1987 *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY); DEAN, pp. 47-49, Lám. 4, figs. 1-3.
- 1987 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); ARMSTRONG & PURNELL, Lám. 2, fig. 11.
- 1987 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); MERRILL, Lam. 11, figs. 1-6, 9-18, 20.
- 1988 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY), SWEET; pp. 110, 111, Fig. 5.50, fig. 4.
- 1990 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); GRAYSON, MERRILL & LAMBERT, pp. 361. 362, Lám. 1, fig. 1.
- 1990 *Gnathodus bilineatus modocensis* REXROAD; REXROAD & HOROWITZ, p. 501, Lám. 2, figs. 26, 27, 33-42.
- 1991 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); MENÉNDEZ-ÁLVAREZ, pp. 164-167, Lám. 23, figs. 2, 3, 5, 6, 8.
- p.1992 *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY); KULAGINA, RUMYANTSEVA, PAZUKHIN & KOCHETOVA, Lám. XXVIII, figs. 4, 6, 7 [non fig. 5=*Gnathodus truyolsi* SANZ-LÓPEZ, BLANCO-FERRERA, SÁNCHEZ DE POSADA & GARCÍA-LÓPEZ].
- p.1992 *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY); NIGMADGANOV & NEMIROVSKAYA, Lám. 1, fig. 3.
- 1993 *Gnathodus bilineatus bilineatus*(ROUNDY); DAVIES, AUSTIN & MOORE, Lám. 2, figs. 2a, b.
- 1993 *Gnathodus bilineatus bilineatus*(ROUNDY); PERRET, p.329-333, Lám. CX, figs. 12, 14, 15, 17, 20-22, 27, 29-31.
- ?1993 *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY); PERRET, p. 329-333, Lám. CX, fig. 24.
- non 1993 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); PERRET, pp. 329-333, figs. 113B, J, K, L (= *Gnathodus kiensis* PAZUKHIN), Lám. CX, figs. 16, 23, 26, figs. 114O, Q (= *Gnathodus truyolsi* SANZ-LÓPEZ, BLANCO-FERRERA, SÁNCHEZ DE POSADA & GARCÍA-LÓPEZ).
- 1993 *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY); PERRET, p. 329-33, Lám. C X, figs. 29-31.
- non 1994 *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY); VARKER, pp. 308, 309, Lám. 3, fig. 3 [= *Gnathodus truyolsi* SANZ-LÓPEZ, BLANCO-FERRERA, SANCHEZ DE POSADA & GARCÍA-LÓPEZ].
- p.1996 *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY); SKOMPSKI, Lám. 2, figs. 9-11; Lám. 6 fig. 10 [sólo].
- ?1996 *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY); KRUMHARDT, HARRIS & WATTS, pp. 39, 40, Lám. 2, figs. 18, 19; Lám. 5, fig. 23.
- p.1996 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); RODRÍGUEZ CAÑERO & GUERRA-MERCHÁN, p. 244, Lám. I, figs. 5-7, 9, 10 [non figs. 3, 4, 8=*Gnathodus jose ramoni* SANZ-LÓPEZ, BLANCO-FERRERA & GARCÍA-LÓPEZ, fig. 7=*Gnathodus bilineatus romulus* MEISCHNER & NEMYROVSKA].
- 1996 *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY); SOBOLEV & NAKREM, p. 48, Lám. 1, fig. K.
- 1998 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); BELKA & LEHMANN, Lám. 1, figs. 1-5 (elementos "Pa").
- 1999 *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY); MEISCHNER & NEMYROVSKA, p. 434, Lám. 3, fig. 18.
- 1999 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); SOMERVILLE, Lám. 2, figs. 9-13.
- p.1999 *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY); BOŠIČ, p. 174, Lám. 1, fig. 11; Lám. 3, figs. 5 [non fig. 6=*Gnathodus kiensis*? PAZUKHIN].
- 2000 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); O'DOGHERTY, RODRÍGUEZ-CAÑERO, GURSKY, MARTÍN-ALGARRA & CARIDROIT, figs. 2.24-26, 32.
- 2001 *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY); KULAGINA, PAZUKHIN, KOCHETKOVA, SINTSYNA & KOCHETOVA, Lám. 6, figs. 10, 11.
- 2002a *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY); GARCÍA-LÓPEZ & SANZ-LÓPEZ, Lám. 2, fig. 18.
- 2002 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); MÉNDEZ, Lám. 1, fig. 21.
- 2003 *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY); WANG & QI, Lám. 1, fig. 4.
- 2005 *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY); QI & WANG, Lám. 1, fig. 12.
- 2005 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); BLANCO-FERRERA, GARCÍA-LÓPEZ & SANZ-LÓPEZ, p. 24, fig. 6.17-6.21.
- 2007 *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY); SANZ-LÓPEZ, BLANCO-FERRERA, SÁNCHEZ DE POSADA & GARCÍA-LÓPEZ, pp. 887, 888, 891, Lám. 1, figs. 1-9, 14; Lám. 2, figs. 7-8, text-fig. 5A-F, text-fig. 6E-F.
- 2007 *Gnathodus bilineatus* subsp. indet. (ROUNDY); SANZ-LÓPEZ, BLANCO-FERRERA, SÁNCHEZ DE POSADA & GARCÍA-LÓPEZ, Lám. 1, fig. 14.
- p.2008 *Gnathodus* ex. gr. *bilineatus* (ROUNDY); KULLMANN, PERRET MIROUSE & DELVOLVÉ, Lám. 8, fig. 22. (?non fig 7. *Gnathodus bilineatus leonicus*? SANZ-LÓPEZ, BLANCO-FERRERA, SÁNCHEZ DE POSADA & GARCÍA-LÓPEZ); Lám. 11, figs. 3, 7 (non fig. 14 *Gnathodus millarensis*? SANZ-LÓPEZ, BLANCO-FERRERA, SÁNCHEZ DE POSADA & GARCÍA-LÓPEZ).
- non 2008 *Gnathodus* ex. gr. *bilineatus* (ROUNDY); KULLMANN, PERRET MIROUSE & DELVOLVÉ, Lám. 8, fig. 9 (= *Gnathodus praebilineatus*? BELKA); Lám. 9, fig. 10, 19 (= *Gnathodus millarensis* SANZ-LÓPEZ, BLANCO-FERRERA, SÁNCHEZ DE POSADA & GARCÍA-LÓPEZ).
- ?2008 *Gnathodus* ex. gr. *bilineatus* (ROUNDY); KULLMANN, PERRET MIROUSE & DELVOLVÉ, Lám. 8, figs 12, 21.
- ?2008 *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY); KULLMANN, PERRET MIROUSE & DELVOLVÉ, Fig. 10, fig. 28.
- 2009 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); GIBSHMAN, KABANOV, ALEKSEEV, GOREVA & MOSHKINA, Lám. 9, figs. 1-8.
- 2009 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); KABANOV, GIBSHMAN, BARSKOV, ALEKSEEV & GOREVA, Lám. 2, figs. 1-6.
- 2009 *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY); NIKOLAEVA, KULAGINA, PAZUKHIN, KOCHETOVA & KONOVALOVA; Lám. 3, fig. 19.
- 2013 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA, Fig. 5Y.
- 2014 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); NEQQAZI, RAJI & BENFRIKA, Fig. 5.4.
- p.2014 *Gnathodus praebilineatus* (ROUNDY); NEQQAZI, RAJI & BENFRIKA, Figs. 5.10, 5.14 [sólo].

Descripción

Elemento pectiniforme carminiescafo constituido por una lámina libre y una plataforma asimétrica. En vista "lateral" la lámina libre se encuentra comprimida "lateralmente" y presenta de 7 a 12 denticulos (de formas juveniles a adultas), triangulares y discretos sólo en sus ápices. La lámina libre se prolonga en la plataforma en forma de carena longitudinal, la cual está formada por nódulos que en las formas adultas están en su parte "anterior" fusionados formando una cresta, y se encuentra expandida en su parte "posterior", aunque en las formas juveniles este carácter puede no encontrarse desarrollado como en adultos.

Material <i>Gnathodus bilineatus bilineatus</i>		
Capa	Sinestrales	Dextrales
TZ2/4-1	37	31
Pc2402	11	6
TZ2/4-2	16	14
Pc3864	3	2
Pc3808	1	2
AK1/2		1
AK1/7-2	1	
Pc2769		1
ID1/5-3	1	
ID2/8-2		2
Pc2356		1
ID2/8-3	2	1

La plataforma en vista “oral” es asimétrica, subcuadrangular y se caracteriza por presentar un parapeto “interno” y una plataforma “externa” ornamentada. El parapeto “interno” presenta un margen “anterior” en ángulo recto respecto de la lámina libre, es alargado y se extiende hasta el extremo “posterior” de la plataforma. Su mayor altura se encuentra en la parte “anterior”, donde se observa una pequeña indentación, que caracteriza el inicio del surco adcarenal, disminuyendo hacia el extremo “posterior”. La máxima anchura se encuentra en su parte “anterior” y/o media. Su perfil es sinuoso, aspecto que en formas juveniles no se encuentra igual de desarrollado que en formas adultas, al igual que sucede con la prolongación del parapeto hasta el extremo “posterior” de la plataforma, ya que en varios ejemplares juveniles no se produce. En general, la ornamentación es en forma de crestas y surcos, especialmente en la parte “anterior” del parapeto, y de crestas y surcos o nódulos, generalmente en su parte “posterior”. En formas juveniles, la ornamentación no se encuentra tan desarrollada, por lo que las crestas y surcos se observan fundamentalmente en la parte más “anterior” del parapeto siendo el resto nódulos dispuestos longitudinalmente. Entre el parapeto “interno” y la carena se desarrolla un surco adcarenal más profundo hacia la parte “anterior” que tiende a ser más somero posteriormente.

La plataforma externa es de tipo subcuadrangular y su máxima anchura se localiza en la parte “anterior-media”. La ornamentación es variada, nódulos, crestas y surcos, crestas y surcos situados paralelos a la carena y al margen “externo” de la plataforma o dispuestos de forma concéntrica o siguiendo la morfología de los márgenes de la plataforma. En este último caso, la ornamentación puede delimitar una zona elevada dentro de la plataforma “externa” con la misma morfología que ésta. En este último caso, se observa el resto de la plataforma externa como una zona que rodea la parte ornamentada, más deprimida y lisa. La ornamentación de esta plataforma no sólo varía de unos ejemplares a otros, sino

también de formas juveniles a adultas, mucho más desarrollada en las últimas. En la parte “posterior” de la plataforma “externa”, donde se estrecha al unirse con la carena, se observa, en formas adultas, una fila de nódulos, dispuesta paralelamente a la carena que está formada por hasta cuatro nódulos discretos. Este carácter no se encuentra presente en toda la serie ontogenética, siendo muy común que los elementos juveniles, especialmente las formas más extremas, no presenten los nódulos, o sólo uno o dos nódulos. A medida que avanza la ontogenia, el número de nódulos de la fila aumenta.

En vista “aboral” la cavidad basal es amplia, de forma subcuadrangular en general, con su parte “interna” alargada y subrectangular, mientras que la “externa” tiene menor longitud pero es más ancha y de tipo subcuadrangular. Por debajo de la carena, en la cavidad basal, se desarrolla un surco que atraviesa la plataforma longitudinalmente y que se continúa por el margen basal de la lámina libre.

Gnathodus bollandensis (HIGGINS & BOUCKAERT, 1968) (Elemento P₁)

Lámina 4, Figuras 18-23

- *1968 *Gnathodus bilineatus bollandensis* sub. sp. nov., HIGGINS & BOUCKAERT; pp. 29, 30, Lám. 2, fig. 10, 13; Lám. 3, figs. 4-8, 10.
- 1975 *Gnathodus bilineatus bollandensis* HIGGINS & BOUCKAERT; HIGGINS, p. 29, Lám. 11, figs. 5, 8-13.
- 1985 *Gnathodus bilineatus bollandensis* HIGGINS & BOUCKAERT; HIGGINS, p. 218, Lám. 6.1, figs. 4, 5.
- 1985 *Gnathodus bilineatus bollandensis* HIGGINS & BOUCKAERT; WEYANT & MASSA, p. 90, Lám. I, fig. 2.
- 1985 *Gnathodus bilineatus* (Roundy); GRAYSON, DAVIDSON, WESTERGAARD, ATCHLEY, HIGHTOWER, MONAGHAN & POLLARD, pp. 165, 166, Lám. 2, figs. 7, 14, 17, 19, 20; Lám. 2, fig. 7.
- ?1987 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); GRAYSON, MERRILL & MILLER, Lám. 3, figs. 1, 7, 11 [non figs 12, 20, 23, 36].
- 1987 *Gnathodus bilineatus bollandensis* HIGGINS & BOUCKAERT; DEAN, pp. 47-49, Lám. 4, figs. 4-6.
- 1991 *Gnathodus bollandensis* (HIGGINS & BOUCKAERT); MENÉNDEZ-ÁLVAREZ, pp. 167-169, Lám. 23, figs. 7, 10, 11.
- 1992 *Gnathodus bilineatus bollandensis* HIGGINS & BOUCKAERT; KULAGINA, RUMYANTSEVA, PAZUKHIN, & KOCHETOVA, Lám. XXVIII, figs. 8, 9, 12.
- p.1992 *Gnathodus bilineatus bollandensis* HIGGINS & BOUCKAERT; NIGMADGANOV & NEMIROVSKAYA, Lám. 2, figs. 2, 4 [non fig. 1=*Gnathodus truyolsi* SANZ-LÓPEZ, BLANCO-FERRERA, SÁNCHEZ DE POSADA & GARCÍA-LÓPEZ].
- non 1993 *Gnathodus bilineatus bollandensis* HIGGINS & BOUCKAERT; PERRET, p. 329-333, Lám. CV, fig. 37 [= *Gnathodus girtyi pyrenaeus* NEMYROVSKA & PERRET], Lám. CX, fig. 28 [= *Gnathodus kiensis* PAZUKHIN].
- non 1993 *Gnathodus bilineatus* cf. *bollandensis*; PERRET, Lám. CX, figs. 18, 19 [= *Gnathodus kiensis* PAZUKHIN].
- p.1994 *Gnathodus bilineatus bollandensis* (HIGGINS & BOUCKAERT); VARKER, pp. 308, 309, Lám. 2, fig. 3, Lám.

- 3, fig. 4 [non figs. 1, 2=*Gnathodus truyolsi* SANZ-LÓPEZ, BLANCO-FERRERA, SANCHEZ DE POSADA & GARCÍA-LÓPEZ].
- p.1994 *Gnathodus bilineatus bollandensis* HIGGINS & BOUCKAERT; NEMIROVSKAYA & NIGMADGANOV, Fig. 7, imagen de la derecha [sólo; imagen de la izquierda=*Gnathodus truyolsi* SANZ-LÓPEZ, BLANCO-FERRERA, SÁNCHEZ DE POSADA & GARCÍA-LÓPEZ].
- p.1996 *Gnathodus bollandensis* (HIGGINS & BOUCKAERT); SKOMPSKI, pp. 197, 198, Lám. 6, figs. 1-5, 11-13 [non fig. 6=*Gnathodus* sp. nov. A SANZ-LÓPEZ, BLANCO-FERRERA, SÁNCHEZ DE POSADA & GARCÍA-LÓPEZ, figs. 8, 9=*Gnathodus postbilineatus* NIGMADGANOV & NEMIROVSKAYA, fig. 10=*Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY)].
- 1996 *Gnathodus bilineatus bollandensis* HIGGINS & BOUCKAERT; SOBOLEV & NAKREM, p. 48, Lám. 1, fig. J.
- non1997 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); MIZUNO, pp. 250, 251, Fig. 11.1 [= *Gnathodus bilineatus leonicus* SANZ-LÓPEZ, BLANCO-FERRERA, SÁNCHEZ DE POSADA & GARCÍA-LÓPEZ].
- ?1997 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); MIZUNO, pp. 250, 251, Figs. 11.2-11.3.
- 1999 *Gnathodus bilineatus bollandensis* (HIGGINS & BOUCKAERT); NEMYROVSKA, pp. 57, 58, Lám. 1, fig. 8.
- 1999 *Gnathodus bilineatus bollandensis* HIGGINS & BOUCKAERT; BOŠIČ, p. 174, Lám. 3, figs. 8, 9.
- 2001 *Gnathodus bilineatus bollandensis* HIGGINS & BOUCKAERT; KULAGINA, PAZUKHIN, KOCHETKOVA, SINTSYNA & KOCHETOVA, Lám. 6, figs. 12, 13.
- 2002b *Gnathodus bilineatus bollandensis* HIGGINS & BOUCKAERT; GARCÍA-LÓPEZ & SANZ-LÓPEZ, Lám. 4, fig. 16.
- 2002 *Gnathodus bollandensis* (HIGGINS & BOUCKAERT); MÉNDEZ, Lám. 1, fig. 20.
- 2003 *Gnathodus bilineatus bollandensis* HIGGINS & BOUCKAERT; WANG & QI, Lám. 1, fig. 1.
- 2005 *Gnathodus bilineatus bollandensis* HIGGINS & BOUCKAERT; QI & WANG, Lám. 1, fig. 3.
- 2006 *Gnathodus bilineatus bollandensis* HIGGINS & BOUCKAERT; SANZ-LÓPEZ, BLANCO-FERRERA, GARCÍA-LÓPEZ & SÁNCHEZ DE POSADA, p. 8, Lám. 2, figs. 3-8.
- ?2006 *Gnathodus bilineatus* cf. *bollandensis* HIGGINS & BOUCKAERT; SANZ-LÓPEZ, BLANCO-FERRERA, GARCÍA-LÓPEZ & SÁNCHEZ DE POSADA, Lám. 2, figs. 1, 2.
- 2007 *Gnathodus bollandensis* HIGGINS & BOUCKAERT; SANZ-LÓPEZ, BLANCO-FERRERA, SÁNCHEZ DE POSADA & GARCÍA-LÓPEZ, text-fig. 6I.
- ?2007 *Gnathodus bilineatus* cf. *bollandensis* HIGGINS & BOUCKAERT; SANZ-LÓPEZ, BLANCO-FERRERA, SÁNCHEZ DE POSADA & GARCÍA-LÓPEZ, pp. 891, Lám. 1, figs. 10-11, 15.
- ?2008 *Gnathodus bilineatus* cf. *bollandensis* (HIGGINS & BOUCKAERT); KULLMANN, PERRET-MIROUSE & DELVOLVÉ, Lám. 10, fig. 25.
- 2009 *Gnathodus bilineatus bollandensis* HIGGINS & BOUCKAERT; NIKOLAEVA, KULAGINA, PAZUKHIN, KOCHETOVA & KONOVALOVA, Lám. 3, fig. 7.
- 2010 *Gnathodus bollandensis* HIGGINS & BOUCKAERT; WENDT, KAUFFMAN, BELKA & KORN, fig. 1H.
- 2011 *Gnathodus bollandensis* HIGGINS & BOUCKAERT; NEMYROVSKA, WAGNER, WINKLER PRINS & MONTAÑEZ, pp. 156, 157, Lám. 1, fig. 5; Lám. 4, fig. 6.

Material <i>Gnathodus bollandensis</i>		
Capa	Sinestrales	Dextrales
ID1/5-3		1
ID2/8-2	1	
ID2/8-3	2	1
ID2/8-4	1	3

Descripción

Elemento pectiniforme carminiescafado formado por una lámina libre en posición “anterior” y una plataforma simétrica en posición “posterior”. La lámina libre se encuentra comprimida “lateralmente” y presenta en vista “oral” hasta 11 denticulos. Éstos son triangulares y, aunque fusionados en gran parte de su longitud excepto en sus ápices, se encuentran bien individualizados. Su sección transversal es subovalada. La lámina libre se continúa en la plataforma como una carena constituida por nódulos que pueden estar fusionados formando una cresta central, y que se encuentra expandida en su parte “posterior”.

En vista “oral”, la plataforma es subrectangular en formas juveniles a subcuadrangular en formas adultas. Es asimétrica, de forma que la plataforma “interna”, formada por el parapeto “interno” es más alargada y pequeña que la “externa”, que individualmente puede ser subovalada a subcuadrangular. La plataforma “externa” puede presentar una ornamentación de nódulos discretos, dispuestos al azar o con cierta estructura o carecer de ellos. El margen “anterior” de la plataforma “externa” comienza más hacia la parte “posterior” que el margen “anterior” del parapeto “interno”.

El parapeto “interno” es alargado y desarrollado en situación “anterior” y media. No suele alcanzar el extremo posterior” de la carena. Las crestas y surcos transversales al margen del parapeto se encuentran mejor definidos en formas juveniles que en las adultas. El surco adcarenal localizado entre la carena y el margen “interno” del parapeto es algo más marcado en formas juveniles que en adultas, expandiéndose y volviéndose más somero en éstas últimas. Este surco en la zona del margen “anterior” del parapeto “interno” se desarrolla como una amplia escotadura o surco triangular.

En vista “aboral”, la cavidad basal es asimétrica, de forma que su expansión “lateral interna” es más estrecha y alargada que la “externa”. Presenta un surco que se extiende por su parte central y que se continúa por el margen “basal” de la lámina libre.

Discusión

Gnathodus bollandensis se diferencia de *Gnathodus bilineatus bilineatus*, fundamentalmente, porque carece de una fila de nódulos en la parte “posterior” de la plataforma, entre la carena y la plataforma “externa”, que sí se encuentra presente en *G. bilineatus*.

bilineatus. Además, (i) su plataforma “externa” es subovalada en lugar de subcuadrangular; (ii) el parapeto “interno” es menos sinuoso a recto respecto de *G. bilineatus bilineatus*; (iii) en algunos ejemplares el parapeto “interno” no se extiende tan “posteriormente” como en *G. bilineatus bilineatus*, no necesariamente alcanzando el extremo “posterior” de la plataforma; (iv) el surco adcarenal entre el parapeto “interno” y la carena es más amplio, extendiéndose “anteriormente” hacia la parte “anterior” del parapeto donde se encuentra más desarrollado que en *G. bilineatus bilineatus*; (v) el parapeto “interno” presentan un desarrollo “anterior” junto con la extensión de la cavidad basal mucho más importante que en *G. bilineatus bilineatus*; y (vi) la ornamentación de la plataforma “externa” es inexistente o si se observa es mucho más sencilla que en *G. bilineatus bilineatus*, consistiendo en nódulos discretos sin una disposición determinada o formando crestas muy poco desarrolladas. Todas estas características son lo suficientemente significativas como para coincidir con SKOMPSKI (1996), como otros autores hicieron posteriormente (p. ej., NEMYROVSKA *et al.*, 2011 o SANZ-LÓPEZ *et al.*, 2007), en que *G. bilineatus bollandensis* debería ser elevado al rango de especie, refiriéndose a este taxón como *G. bollandensis*.

Cabe mencionar, como señaló HIGGINS (1975), que las formas juveniles de *G. bilineatus bollandensis* (= *G. bollandensis*) pueden confundirse con las de *G. b. bilineatus*. En el caso de *G. b. bilineatus* indica que la plataforma “externa” es estrecha en formas juveniles pasando a subcuadrangular en formas adultas. Se produce también un aumento de la ornamentación en la superficie “oral” de la plataforma “externa” producida por el desarrollo de la fila de nódulos entre el margen “externo” de la carena y la plataforma “externa” en la parte “posterior” de la carena, y el incremento de la sinuosidad del margen del parapeto “interno”. En nuestro caso, los ejemplares juveniles de *G. bollandensis* muestran los caracteres principales de los adultos, como un parapeto “interno” más simple y menos sinuoso, y falta de ornamentación de la plataforma “externa”; estos caracteres son mucho más sencillos que los de las formas juveniles de *G. b. bilineatus*, permitiendo diferenciarlos en nuestras colecciones.

***Gnathodus bilineatus* ssp. 1**

(Elemento P₁)

Lámina 5, Figura 1

Material <i>Gnathodus bilineatus</i> ssp. 1	
Capa	Sinestrales
PC2402	1

Descripción

Elemento pectiniforme carminiescafado. La lámina libre se encuentra ausente por fracturación. La plata-

forma, en vista “oral” es subtriangular y en ella se observa una parapeto “interno” corto y una plataforma “externa” amplia. El parapeto “interno” se extiende hasta la mitad de la plataforma, y su máxima anchura se encuentra en su parte “anterior” y central. Se inicia ligeramente más hacia la parte “anterior” que el margen “anterior” de la plataforma “externa” y entre la lámina libre y su margen se observa un surco, amplio en su origen, que se continúa entre la carena y las crestas del parapeto como un surco adcarenal ligeramente más estrecho. Su margen es ligeramente sinuoso y está atravesado por una serie de crestas y surcos transversales a él y a la carena.

La plataforma “externa” se inicia más “posteriormente” que el parapeto “interno”, es subcuadrangular, estrechándose hacia el extremo “posterior” de la plataforma. Su unión con la lámina libre/carena es recta así como su margen “anterior”. Su zona central es ligeramente elevada imitando el contorno de la plataforma.

Entre la plataforma “externa” y el parapeto “interno” se encuentra una carena que es la continuación de la lámina libre y se extiende más “posteriormente” que el extremo “posterior” de la plataforma. Está constituida por una serie de nódulos que en su parte “anterior” y central se encuentran fusionados formando una cresta, mientras que en su parte “posterior” los nódulos son discretos y ligeramente expandidos.

En vista “aboral” la cavidad basal es amplia, estando la parte de la plataforma “externa”, de tipo subcuadrangular, más desarrollada que la del parapeto “interno”, que es de tipo subrectangular, con una expansión en diagonal marcada en su parte “anterior”, la cual también se observa en vista “oral”. La cavidad basal está atravesada por un surco que se extiende hasta el extremo “posterior” de la plataforma y que se continúa por el margen “basal” de la lámina libre como un surco estrecho.

Discusión

El ejemplar se diferencia de *Gnathodus bilineatus bilineatus* en que su parapeto “interno” no alcanza el extremo “posterior” del elemento. Además, la plataforma “externa” no presenta ornamentación en comparación con la ornamentación más desarrollada de *G. b. bilineatus*, y respecto a la morfología general del elemento, en *G. b. bilineatus* es más cuadrangular (fundamentalmente por el desarrollo del parapeto “interno” hasta el extremo “posterior” del elemento), mientras que en el ejemplar PC2402/257 es subcuadrangular a subtriangular. Se asemejan en la sinuosidad del parapeto “interno”, en la morfología cuadrangular de la plataforma “externa”, así como en la expansión “posterior” de la carena, más marcada en *G. b. bilineatus*.

Se asemeja a algunos ejemplares de *Gnathodus joseramoni* ilustrados por SANZ-LÓPEZ *et al.* (2004, lám. 1, fig. 12; lám. 2, figs. 5, 7 y 9), en la presencia de un parapeto “interno” corto, que no alcanza el extremo

“posterior” del elemento y sin la sinuosidad característica del margen del parapeto “interno” de *G. b. bilineatus*, y en la morfología subtriangular de la plataforma de muchos de sus ejemplares. No obstante, la plataforma “externa” de *G. joseramoni* presenta por lo general, un mayor grado de ornamentación, aspecto que en nuestro ejemplar no se observa. En este ejemplar se reconoce la presencia de unos pocos nódulos, dispuestos al azar pero debido al grado de preservación del elemento, afectado por sobrecrecimientos minerales, este carácter no es fácilmente distinguible.

***Gnathodus bilineatus* ssp. 2**

(Elemento P₁)

Lámina 5, Figuras 2, 3

Material <i>Gnathodus bilineatus</i> ssp. 2	
Capa	Sinestrales
TZ2/4-2	1

Descripción

Elemento pectiniforme carminiescafado formado por una lámina libre más larga que la plataforma. La lámina libre se encuentra comprimida “lateralmente” y en su margen “oral” presenta más de 10 denticulos que se encuentran fusionados en gran parte de su longitud pero con sus ápices discretos, de morfología triangular y sección subovalada.

La plataforma, en vista “oral”, es subcuadrangular a subcircular. Tanto el parapeto “interno” como plataforma “externa” alcanzan el extremo “posterior” del elemento. La carena no se extiende más allá del extremo “posterior” la plataforma. El parapeto “interno”, es subrectangular a semicircular y la plataforma “externa” es de tipo semicircular. El parapeto “interno” presenta una anchura similar en toda su longitud, por lo que no es muy sinuoso, y está atravesado transversalmente por una serie de crestas y surcos bien definidos pero que no se observan a partir del inicio del parapeto, sino más “posteriormente”. En el ejemplar estudiado la quinta cresta se encuentra más desarrollada que el resto. La parte “anterior” del parapeto se une con la lámina libre formando un ángulo recto y el margen “anterior” del parapeto es marcadamente recto. Entre la lámina libre y el margen del parapeto se desarrolla un surco muy amplio y profundo de tipo triangular, que se extiende por entre la carena y las crestas del parapeto como un surco adcarenal más recto, dejando la zona “anterior” del parapeto “interno” libre de ornamentación.

La plataforma “externa” es de tipo subcuadrangular a semicircular. Su margen “anterior” es recto, curvándose hacia su extremo. Presenta una ornamentación formada por nódulos discretos y por nódulos fusionados que for-

man crestas. En su unión con la carena, en su parte “posterior” se observan hasta dos nódulos dispuestos en fila. La carena es recta y se extiende hasta el extremo “posterior” del elemento, pero no más “posteriormente” de forma que acaba casi en el mismo punto en que lo hacen el parapeto y la plataforma “externa”. Se encuentra ornamentada por una serie de nódulos discretos que en su parte “posterior” se encuentran ligeramente expandidos.

En vista “aboral” la cavidad basal es amplia, de tipo subcuadrangular a subcircular y se extiende en forma de surco que se extiende por el margen “basal” de la lámina libre.

Discusión

Por la morfología general del elemento, la carena expandida, el tipo de parapeto “interno” y la morfología de la plataforma “externa”, así como por su ornamentación se asigna el ejemplar TZ2/4-2/363 a *Gnathodus bilineatus*, pero no se puede atribuir a la subespecie *bilineatus* debido a diversas características presentes en el ejemplar. En primer lugar, la morfología de *G. b. bilineatus* es de tipo subcuadrangular en la que la carena se suele extender más “posteriormente” que la plataforma “externa”, y que junto con el parapeto “interno” dan un aspecto triangular a la parte “posterior” del elemento. En este ejemplar, la morfología de la plataforma, debido a la forma de la plataforma “externa”, semicircular, así como del parapeto “interno”, rectangular a semicircular, es de tipo subcuadrangular a subcircular y la plataforma “externa” junto con la carena y el parapeto “interno” acaban casi en el mismo punto “posteriormente”. El parapeto “interno” del ejemplar TZ2/4-2/363 aunque es subrectangular como en *G. b. bilineatus*, resulta más amplio y con un margen recto a convexo, respecto al margen sinuoso de *G. b. bilineatus*. Destaca en su margen “anterior” el amplio surco triangular dispuesto diagonalmente al parapeto, mucho mayor que en *G. b. bilineatus*.

Aunque el elemento es similar a *Gnathodus cantabricus* BELKA & LEHMANN y *Gnathodus kiensis* PAZUKHIN en la morfología de la plataforma, se diferencia principalmente en que la parte “posterior” del parapeto “interno” no se dirige oblicua y “externamente”, carácter fundamental de los primeros, sino que se dirige oblicuamente y hacia la carena.

***Gnathodus bilineatus* ssp. 3**

(Elemento P₁)

Lámina 5, Figuras 4, 5

Material <i>Gnathodus bilineatus</i> ssp. 3	
Capa	Sinestrales
TZ2/4-2	1

Descripción

Elemento pectiniforme carminiescafado formado por una lámina libre alargada y una plataforma de aspecto subtriangular. La lámina libre se encuentra comprimida “lateralmente” al igual que los 11 dentículos que se observan en su parte “oral”. Éstos están fusionados en gran parte de su longitud, excepto los ápices que son discretos y de tipo triangular y de sección ovalada.

La plataforma está formada por un parapeto “interno” y una plataforma “externa”. Ésta última presenta una zona elevada o reborde que lo asemeja a un parapeto. El parapeto “interno” es de tipo subrectangular, con su unión con la lámina libre recta y un margen “anterior” también recto en el que se halla un surco amplio que se continúa entre la carena y el parapeto en forma de surco adcarenal estrecho. El parapeto “interno” se encuentra atravesado por una serie de crestas y surcos transversales en su parte “anterior” que disminuyen de tamaño “posteriormente” quedándose en una serie de nódulos discretos. Su margen es sinuoso, especialmente en su parte “anterior” y su máxima anchura se localiza en la parte media del parapeto.

La plataforma “externa” presenta un pseudoparapeto debido a una elevación “interna” de la misma que produce como un reborde irregular. Se observan 3 nódulos hacia la parte “posterior” de la zona elevada. En vista “oral” se observa la expansión “lateral externa” de la cavidad basal con morfología semicircular.

Entre la plataforma “externa” y el parapeto “interno” se encuentra la carena, continuación de la lámina libre en la plataforma, que en su parte “anterior” se localiza en la zona central y que se curva ligeramente hacia la parte “interna” del elemento en su porción “posterior”. Está constituida por nódulos discretos, que en la parte central parecen estar ligeramente expandidos.

En vista “aboral” la cavidad basal es subtriangular, amplia y profunda, con un surco en posición central que la atraviesa longitudinalmente y que se continúa por el margen basal de lámina libre como un surco estrecho.

Discusión

Por la morfología y características del parapeto “interno” y especialmente de su parte “anterior”, así como por la morfología “general” de la plataforma “externa” el ejemplar TZ2/4-2/411 puede ser adscrito a la especie *Gnathodus bilineatus*, pero debido a las peculiaridades de la plataforma “externa” y a la morfología y curvatura de la carena, no puede asignarse a una subespecie determinada. Al haberse recuperado un único ejemplar tampoco puede considerarse como una subespecie distinta de las reconocidas hasta el momento, pudiendo incluso llegar a ser una forma aberrante de *G. b. bilineatus*.

El ejemplar estudiado se asemeja a un elemento ilustrado por SOMERVILLE (1999, lám. 2, fig. 14) e identificado con dudas como *G. bilineatus*.

Gnathodus bilineatus sspp.

(Elemento P₁)

Material <i>Gnathodus bilineatus</i> spp.		
Capa	Sinestrales	Dextrales
TZ2/4-1	5	5
Pc2402	1	
TZ2/4-2	1	1
AK1/3-2		1
AK1/4-1		1
AK1/7-1		1
AK1/7-2	1	
Pc2769		1
ID2/8-2	1	
PcC2358		1

Discusión

Se agrupan en esta denominación todos aquellos elementos P₁ con morfología similar a la de los elementos de *Gnathodus bilineatus* s.l., pero que por su estado de preservación (fragmentación), no permiten observar todas las características morfológicas que son necesarias para adscribirlos a alguna de sus subespecies.

Elemento P₂ de *G. bilineatus* (ROUNDY, 1926)

Lámina 6, Figura 9

- *1932 *Bryantodus delicatulus* n. sp. STAUFFER & PLUMMER, pp. 25, 29, Lám. 2, fig. 27.
- p.1953 *Subbryantodus roundyi* HASS, p. 89, Lám. 14, figs. 4, 5 [sólo]
- 1957 *Ozarkodina delicatula* (STAUFFER & PLUMMER); BISCHOFF, p. 39, Lám. 1, figs. 25-28.
- 1957 *Ozarkodina roundyi* (HASS); REXROAD, p. 37, Lám. 2, fig. 7.
- 1961 *Ozarkodina delicatula* (STAUFFER & PLUMMER); HIGGINS, p. 220, Lám. 12, fig. 13.
- 1961 *Ozarkodina delicatula* (STAUFFER & PLUMMER); REXROAD & BURTON, p. 1156, Lám. 141, fig. 12.
- v1967 *Ozarkodina delicatula* (STAUFFER & PLUMMER); GLOBENSKY, p. 446, Lám. 56, fig. 19.
- 1968 *Ozarkodina delicatula* STAUFFER & PLUMMER; HIGGINS & BOUCKAERT; p. 45, Lám. 3, fig. 3.
- p.1969 *Ozarkodina delicatula* (STAUFFER & PLUMMER); RHODES, AUSTIN & DRUCE, pp. 170, 171, Lám. 27, fig. 19 [sólo].
- 1969 *Ozarkodina* cf. *delicatula* (STAUFFER & PLUMMER), RHODES, AUSTIN & DRUCE, p. 177, Lám. 27, fig. 14.
- p.1975 *Ozarkodina* cf. *delicatula* (STAUFFER & PLUMMER);

- HIGGINS, p. 69, Lám. 5, figs. 9, 16 [sólo]; Lám. 6, figs. 15, 16.
- 1976 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY) elemento O; NORBY, p. 110, 112, Lám. 6, figs. 6a-8c.
- 1980 *Ozarkodina delicatula* (STAUFFER & PLUMMER); METCALFE, p. 308, Lám. 37, fig. 22.
- p.1981 *Ozarkodina delicatula* (STAUFFER & PLUMMER); METCALFE, Lám. 19, figs. 3 [sólo].
- 1982 *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY); HIGGINS & WAGNER-GENTIS, p. 329, Lám. 34, fig. 19 (elemento O).
- p.1985 *Ozarkodina* sp. 1 WEYANT & MASSA, Lám. III, fig. 1 [sólo].
- 1986 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); MAPES & REXROAD, Lám. 2, figs. 24, 25.
- 1987 *Gnathodus* spp. non-platform elements DEAN, pp. 55, 56, Lám. 7, fig. 7.
- 1987 Possible Pb element of *Gnathodus bilineatus* MERRILL, Lám. 11, fig. 8.
- 1990 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY) elemento Pb; GRAYSON, MERRILL & LAMBERT, p. 362, Lám. 1, figs. 2, 7-9; Lám. 4, figs. 1-5.
- 1990 *Gnathodus bilineatus modocensis* REXROAD; REXROAD & HOROWITZ, p. 501, Lám. 2, figs. 32 (elemento "Pb").
- 1991 *Gnathodus* spp. non-platform elements, pp. 24-28, Lám. 1, fig. 14.
- 1991 undifferentiated ramiform elements of *Idiognathodus*, *Streptognathodus* and *Neognathodus* BROWN, REXROAD, EGGERT & HOROWITZ, figs. 6.16, 6.17.
- 1993 *Ozarkodina delicatula* (STAUFFER & PLUMMER); DAVIES, AUSTIN & MOORE, Lám. 2, fig. 19.
- 1994 *Gnathodus bilineatus* subsp. VARKER, p. 309, Lám. 3, figs. 6, 9.
- 1994 Cluster *Gnathodus bilineatus* subsp. VARKER, Lám. 1, fig. 4; Lám. 2, fig.1 (elemento "Pb").
- 1998 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); BELKA & LEHMANN, Lám. 1, figs. 9, 10 (elementos "Pb").
- 1998 ?*Gnathodus bollandensis* HIGGINS & BOUCKAERT; BELKA & LEHMANN, Lám. 1, figs. 9, 10 (elemento "Pb").
- 1999 *Gnathodus* sp. ramiform elements SOMERVILLE, Lám. 3, figs. 1-3.
- 1999 *Ozarkodina delicatula* ELLISON; BOŠIČ, Lám. 4, fig. 11.
- ?2006 *Ozarkodina roundyi* HASS; NEMYROVSKA, PERRET-MIROUSE & WEYANT, Lám. 6, figs. 17-18.
- p.2008 Éléments Pb KULLMANN, PERRET-MIROUSE & DELVOLVÉ, figs. 9.6, 9.8, 9.20 [sólo]; fig. 10.13 [non figs. 10.18, 10.19]; fig. 11.17.

Material <i>Ozarkodina delicatula</i> s.f.		
Capa	Sinestrales	Dextrales
TZ2/4-1	16	6
PC2402	5	4
TZ2/4-2	3	3
PC3808		1
ID2/8-2	2	
ID2/8-3	1	3

Denominación morfotaxonómica: *Ozarkodina delicatula* s.f. (STAUFFER & PLUMMER, 1932).

Descripción

Elemento ramiforme angulado con procesos "anterior" y "posterior" dispuestos en el mismo plano cuyos márgenes "aborales" forman un ángulo de aproximadamente 140°.

Ambos procesos tienen una base bien desarrollada, se encuentran comprimidos "lateralmente" en vista "oral" y presentan una ligera curvatura continua desde el extremo "anterior" al extremo "posterior" o pueden ser más o menos rectos. El extremo distal del proceso "anterior" es recto a redondeado, mientras que el extremo distal del proceso "posterior" en redondeado. El número de denticulos y su morfología varía durante la ontogenia. El proceso "anterior" posee de 4 a 13 denticulos en formas juveniles y adultas respectivamente, y su morfología es triangular y discreta en las primeras y triangulares a alargados y fusionados, excepto en sus ápices, en las segundas. Se inclinan "posteriormente", en especial los que se sitúan próximos a la cúspide (los "posteriores" del proceso "anterior"). Los denticulos del proceso "posterior" varían en morfología pudiendo ser triangulares o alargados, discretos en juveniles y parcialmente fusionados en formas adultas. Al igual que los del proceso "anterior" se encuentran comprimidos "lateralmente" y se inclinan "posteriormente". El número varía de 7 en formas juveniles a 13 en adultas.

La cúspide es triangular y hasta dos veces el tamaño de los denticulos. Está comprimida "lateralmente", fusionada en su base con los denticulos del proceso "anterior" y primero del "posterior" y se inclina "posteriormente" de forma marcada. Su ápice es discreto y triangular.

La cavidad basal se encuentra debajo de la cúspide siendo observable tanto en vista "lateral" como en vista "aboral". Es pequeña, subtriangular y se extiende en forma de surco por el margen "aboral" de ambos procesos.

Gnathodus girtyi girtyi HASS, 1953

(Elemento P₁)

Lámina 5, Figuras 7-12

- *1953 *Gnathodus girtyi* n. sp. HASS, p. 80, Lám. 14, figs. 22-24.
- 1957 *Gnathodus girtyi* HASS; LYS & SERRE, p. 1043, Lám. II, figs. 7a-c.
- p.1957 *Gnathodus girtyi* HASS; BISCHOFF, pp. 24, 25, Lám. 4, figs. 17, 22, 23 [sólo].
- 1958 *Gnathodus?* sp. REXROAD, p. 18, Lám. 1, figs. 3-5.
- p.1960 *Gnathodus clavatus* CLARKE, p. 25, Lám. 4, figs. 4-6 [sólo].
- ?1962 *Gnathodus girtyi* HASS; HIGGINS, p. 13, fig. 31.
- 1967 *Gnathodus girtyi* HASS; ADRICHEM BOOGAERT, Lám. 2, fig. 16.
- p.1969 *Gnathodus girtyi* HASS; RHODES, AUSTIN & DRUCE, pp. 98, 99, Lám. 17, figs. 9a-11d [non figs. 12a,d=*Gnathodus girtyi intermedius* GLOBENSKY].
- 1971 *Gnathodus girtyi* HASS; COLLINSON, REXROAD & THOMPSON, fig. 8.
- p.1973 *Gnathodus girtyi* HASS; AUSTIN & ALDRIDGE, Lám. 2,

- figs. 14, 15 [sólo].
- 1974 *Gnathodus girtyi* HASS; MATTHEWS & THOMAS, p. 51, figs. 16, 17, 28-31.
- ?1974 *Gnathodus girtyi* HASS; MATTHEWS & THOMAS, Lám. 51, figs. 29, 30.
- 1975 *Gnathodus girtyi girtyi* HASS; HIGGINS, p. 31, Lám. 10, figs. 5, 6.
- p.1981 *Gnathodus girtyi* HASS; METCALFE, pp. 23, 24, Lám. 4, figs. 4, 5, 7 [non fig. 2= *Gnathodus girtyi rhodesi* HIGGINS; fig. 6= *Gnathodus girtyi soniae* RHODES, AUSTIN & DRUCE].
- p.1981 *Gnathodus girtyi* HASS; METCALFE, pp. 23, 24, Lám. 4, fig. 3 [? *Gnathodus pseudosemiglaber* THOMPSON & FELLOWS].
- 1982 *Gnathodus girtyi girtyi* HASS; BELKA, Lám. 1, figs. 2-7, Lám. 2, figs. 3, 7.
- 1982 *Gnathodus girtyi girtyi* HASS; HIGGINS & WAGNER-GEN-TIS, p. 334, Lám. 34, fig. 9.
- v1982 *Gnathodus girtyi* HASS; VON BITTER & PLINT-GEBERL, pp. 200, 201, Lám. 6, fig. 7.
- p.1985 *Gnathodus girtyi girtyi* HASS; VARKER & SEVASTOPULO, p. 202, Lám. 5.6, fig. 1 [non fig. 2: *Gnathodus girtyi meischneri* AUSTIN & HUSRI].
- 1985 *Gnathodus girtyi girtyi* HASS; HIGGINS, p. 220, Lám. 6.2, fig. 2.
- 1985 *Gnathodus girtyi* HASS; WEYANT, Lám. 6, figs. 28-32.
- 1985 *Gnathodus girtyi girtyi* HASS; BELKA, Lám. 4, figs. 4, 9.
- 1985 *Gnathodus girtyi* HASS; WEYANT & MASSA, p. 90, Lám. II, figs. 12, 13, 15, 16.
- ?1985 *Gnathodus* sp. cf. *G. girtyi* subsp. GRAYSON, DAVIDSON, WESTERGAARD, ATCHLEY, HIGHTOWER, MONAGHAN & POLLARD, pp. 166, 167, Lám. 1, fig. 4; Lám. 2, fig. 1.
- 1985 *Gnathodus girtyi girtyi* HASS; HUSRI & AUSTIN, Lám. 1, figs. 4, 5, 14.
- ?1987 *Gnathodus girtyi* HASS; DEAN, pp. 50-53, Lám. 5, figs. 1, 2, 5, 10.
- 1987 *Gnathodus girtyi* HASS; ARMSTRONG & PURNELL, Lám. 2, fig. 12.
- 1988 *Gnathodus girtyi* HASS; SWEET, p. 111, Fig. 5.50, fig. 15.
- 1991 *Gnathodus girtyi* HASS; BENDER, BRAUN & KÖNINGSHOF, T. 2, fig. 12.
- 1991 *Gnathodus* aff. *girtyi* HASS; STONE, p. 22, Lám. 2, figs. 3-6.
- 1991 *Gnathodus girtyi* HASS; MENÉNDEZ-ÁLVAREZ, pp. 175-177, Lám. 24, figs. 4-7, 9.
- 1993 *Gnathodus girtyi* HASS; DAVIES, AUSTIN & MOORE, Lám. 2, figs. 1a-c.
- 1993 *Gnathodus girtyi girtyi* HASS; PERRET, p. 334, Lám. C V, figs. 32, 36.
- 1996 *Gnathodus girtyi girtyi* HASS; SKOMPSKI, p. 213, Lám. 1, figs. 8, 9.
- 1996 *Gnathodus girtyi girtyi* HASS; KRUMHARDT, HARRIS & WATTS, pp. 40, 41, Lám. 2, figs. 20-22.
- 1999 *Gnathodus girtyi* HASS; MEISCHNER & NEMYROVSKA, Lám. 3, figs. 1, 2, 9, 10.
- p.1999 *Gnathodus girtyi meischneri* AUSTIN & HUSRI; MEISCHNER & NEMYROVSKA, Lám. 3, figs. 4, 6 [sólo].
- 1999 *Gnathodus girtyi* HASS; SOMERVILLE, Lám. 2, figs. 4-7.
- 1999 *Gnathodus girtyi* HASS; SOMERVILLE & SOMERVILLE, Lám. 1, fig. 10.
- 2002b *Gnathodus girtyi girtyi* HASS; GARCÍA-LÓPEZ & SANZ-LÓPEZ, Lám. 4, fig. 15.
- 2005 *Gnathodus girtyi girtyi* HASS; NEMYROVSKA, pp. 36, 37, Lám. 7, fig. 15.
- 2005 *Gnathodus girtyi* HASS; MEDINA-VAREA, SARMIENTO, RODRÍGUEZ & CÓZAR, pp. 31, 32, Lám. 2, figs. 11, 12 [sólo].

- 2005 *Gnathodus girtyi girtyi* HASS; MEDINA-VAREA, SARMIENTO, RODRÍGUEZ & CÓZAR, pp. 32, 33, Lám. 2, figs. 2-6.
- 2005 *Gnathodus girtyi meischneri* AUSTIN & HUSRI; MEDINA-VAREA, SARMIENTO, RODRÍGUEZ & CÓZAR, pp. 33, 34, Lám. 2, figs. 8-10.
- 2006 *Gnathodus girtyi* aff. *intermedius* GLOBENSKY; NEMYROVSKA, PERRET-MIROUSE & WEYANT, Lám. 3, figs. 13, 15, 17, 19.
- 2007 *Gnathodus girtyi* HASS; SANZ-LÓPEZ, BLANCO-FERRERA, SÁNCHEZ DE POSADA & GARCÍA-LÓPEZ, Lám. 1, fig. 13.
- 2009 *Gnathodus girtyi* HASS; GIBSHMAN, KABANOV, ALEKSEEV, GOREVA & MOSHKINA, Lám. 8, figs. 12-15.
- 2009 *Gnathodus girtyi* HASS; KABANOV, GIBSHMAN, BARSKOV, ALEKSEEV & GOREVA, Lám. 2, figs. 7-12.
- 2009 *Gnathodus intermedius* GLOBENSKY; KABANOV, GIBSHMAN, BARSKOV, ALEKSEEV & GOREVA, Lám. 2, fig. 13.
- 2012a *Gnathodus girtyi* HASS; SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA, Fig. 4.2.
- p.2014 *Gnathodus girtyi meischneri* AUSTIN & HUSRI; NEQAZI, RAJI & BENFRIKA, Figs. 5.7 [sólo].

Material <i>Gnathodus girtyi girtyi</i>		
Capa	Sinestrales	Dextrales
TZ2/1-2	1	3
TZ2/3-2	1	
TZ2/4-1	59	61
Pc2402	15	29
TZ2/4-2	21	18
Pc3864	6	1
Pc3808	1	2
Pc3848	1	3
AK1/7-1	2	
Pc2769	2	1
Pc2770	2	
ID1/5-3	1	4
ID2/8-3	1	

Descripción

Elemento pectiniforme carminiescafo que presentan una lámina libre alargada y una plataforma de tipo triangular. La lámina libre se encuentra comprimida “lateralmente” y con 9 denticulos en formas juveniles hasta 16 denticulos en formas adultas. En vista “lateral”, los denticulos son triangulares y de sección subcircular, especialmente en sus ápices. En vista “oral” se observa como la lámina libre se continúa en la plataforma en forma de carena constituida por una serie de nódulos, encontrándose los de mayor tamaño, más cercanos a la parte “anterior” de la plataforma, y disminuyendo su tamaño progresivamente hacia el extremo “posterior” de ésta. Estos nódulos pueden llegar a fusionarse originando una cresta longitudinal. A ambos lados de la carena, y debido a la altura de ésta y de los bordes laterales de los parapetos, se observan dos surcos adcarenales más o menos marcados.

El eje delimitado por la lámina libre y la carena no es recto, sino que está curvado hacia el “interior” del elemento, al igual que la plataforma en general. De esta forma la plataforma “externa” es la que queda del lado convexo, mientras que la “interna” es la del lado cóncavo.

La plataforma es muy asimétrica debido a la presencia de dos parapetos de distinto desarrollo y subparalelos a la carena. El parapeto “interno” es más alargado que el “externo” y comienza más “anteriormente” que éste. Suele presentar su máxima anchura en la parte “anterior”, estrechándose hacia el extremo “posterior”. Como ornamentación se observa una serie de crestas y surcos transversales a la carena y al parapeto, aunque también puede presentar pequeños nódulos, especialmente en su parte “posterior”.

El parapeto “externo” suele estar menos desarrollado que el “interno”, comienza más posteriormente que aquél y su máxima extensión transversal suele producirse en la parte anterior, media o en ambas. Su ornamentación consiste en una serie de nódulos dispuestos longitudinalmente a la plataforma que conforman el margen del parapeto. Estos nódulos pueden ser de distinto tamaño, aunque también pueden fusionarse formando crestas transversales a la carena y al parapeto. Ambos parapetos alcanzan, junto con la carena, el extremo “posterior” de la plataforma.

En el extremo “posterior” de la plataforma, los nódulos del parapeto “interno”, del “externo” y los de la carena pueden fusionarse, originando unas crestas que atraviesan transversalmente a la parte “posterior” de la plataforma. Este extremo y el borde “posterobasal” son agudos y están curvados hacia la parte “interna.”

Si tenemos en cuenta, los parapetos y las expansiones “laterales” de la cavidad basal, la plataforma “externa” presenta un mayor desarrollo que la interna.

En vista “aboral” se observa la cavidad basal, la cual es subcuadrangular, y cuya expansión “lateral externa” está más desarrollada que la “interna”. Su aspecto es semicircular a subcuadrangular. En cambio, la expansión lateral “interna” es más alargada y estrecha. Ambas expansiones se indentan marcadamente hacia el interior de la cavidad al alcanzar el extremo “posterior”.

La cavidad basal presenta un surco en su parte central que se extiende hacia la lámina libre. En la parte “externa” de la cavidad pueden observarse unas líneas paralelas semicirculares correspondientes a las distintas láminas de crecimiento.

En vista “lateral” la lámina libre es alta en la parte anterior, siendo su altura cada vez menor hacia su unión con la plataforma. El parapeto “interno” tiene una altura similar a la de la carena, mientras que ambos son más altos que el parapeto “externo”. La altura de los parapetos y de la carena disminuye “posteriormente”.

Discusión

En general, esta subespecie presenta ejemplares con bastantes variaciones sobre el mismo patrón morfológico, como puede observarse en los distintos ejemplares ilustrados en este trabajo, además de las diferencias morfológicas que se registran durante su ontogenia.

Gnathodus girtyi intermedius GLOBENSKY, 1967

(Elemento P₁)

Lámina 5, Figuras 13, 14

- 1957 *Gnathodus girtyi* HASS; BISCHOFF, pp. 24, 25, Lám. 4, figs. 18-20.
 1961 *Gnathodus girtyi* HASS; HIGGINS, Lám. 10, fig. 4.
 *v1967 *Gnathodus girtyi intermedius* n. subsp. GLOBENSKY, p. 440, Lám. 58, figs. 11, 15-20.
 1968 *Gnathodus girtyi intermedius* GLOBENSKY; HIGGINS & BOUCKAERT; p. 32, Lám. 3, fig. 11.
 p.1969 *Gnathodus girtyi girtyi* HASS; RHODES, AUSTIN & DRUCE, pp. 98, 99, Lám. 17, figs. 11, 12 [sólo].
 1975 *Gnathodus girtyi intermedius* GLOBENSKY; HIGGINS, pp. 31, 32, Lám. 9, figs. 1-5, 8, 9.
 ?1985 *Gnathodus?* sp. REXROAD & MERRILL, Lám. 4, fig. 13.
 1985 *Gnathodus girtyi* HASS; WEYANT & MASSA, p. 90, Lám. II, fig. 14.
 1985 *Gnathodus* sp. cf. *G. girtyi* subspp. GRAYSON, DAVIDSON, WESTERGAARD, ATCHLEY, HIGHTOWER, MONAGHAN & POLLARD, pp. 166, 167, Lám. 2, figs. 12, 18.
 ?1987 *Gnathodus girtyi* HASS; DEAN, pp. 50-53, Lám. 5, fig. 6.
 ?1985 *Gnathodus girtyi* cf. *intermedius* GLOBENSKY; BELKA, Lám. 7, fig. 10.
 1987 *Gnathodus girtyi* HASS; ARMSTRONG & PURNELL, Lám. 2, fig. 12.
 non1993 *Gnathodus girtyi intermedius* GLOBENSKY; PERRET, p. 335, Lám. C V, figs. 27, 29, 31, 33, 38, (= *Gnathodus girtyi pyrenaeus* NEMYROVSKA & PERRET).
 1996 *Gnathodus girtyi intermedius* GLOBENSKY; SKOMPSKI, Lám. 1, figs. 11, 12; Lám. 2, fig. 12.
 ?2003 *Gnathodus girtyi intermedius* GLOBENSKY; WANG & QI, Lám. 1, fig. 15.
 2009 *Gnathodus intermedius* GLOBENSKY; GIBSHMAN, KABANOV, ALEKSEEV, GOREVA & MOSHKINA, Lám. 8, figs. 9-11.
 non2009 *Gnathodus intermedius* GLOBENSKY; KABANOV, GIBSHMAN, BARSKOV, ALEKSEEV & GOREVA, Lám. 2, fig. 13.

Material <i>Gnathodus girtyi intermedius</i>	
Capa	Dextrales
Pc2402	4
TZ2/4-2	2

Descripción

Elemento pectiniforme carminiescafado formado por una lámina libre y una plataforma subrectangular. La lámina libre se encuentra comprimida “lateralmente” y está formada por hasta 12 denticulos en formas adultas. En vista “lateral” los denticulos son

subtriangulares, están fusionados excepto en sus ápices pero se encuentran individualizados. En vista “oral”, su sección transversal es subovalada. La continuación de la lámina libre en la plataforma es la carena, que está formada por nódulos bien definidos.

La plataforma está formada por dos parapetos. El parapeto “interno” comienza más hacia la parte “anterior” de la plataforma que el externo” y ambos parapetos, no sólo alcanzan el extremo “posterior” del elemento sino que se juntan y rodean a la carena. El parapeto “interno” presenta una ornamentación de crestas y surcos en su parte “anterior” y media, y de nódulos hacia su parte “posterior”, mientras que el “externo” está formado fundamentalmente por nódulos.

En vista “aboral” la cavidad basal es amplia y se encuentra expandida “lateralmente”, especialmente en la parte “anterior” de la plataforma “interna” y en la parte “anterior” y media de la plataforma “externa”. Presenta un surco que se extiende por su parte central y por el margen “basal” de la lámina libre.

Discusión

Elemento con morfología muy similar a *Gn. g. girtyi* pero que se diferencia en que, en vista “oral”, la plataforma es más subrectangular que triangular, ya que los parapetos en lugar de simplemente alcanzar el extremo “posterior” de la plataforma, rodean a la carena, adquiriendo ese extremo una morfología más redondeada que aguda. De esta forma, la carena no alcanza el extremo “posterior” de la plataforma ya que queda incluida en ésta.

Gnathodus girtyi meischneri? AUSTIN & HUSRI, 1974 (Elemento P₁) Lámina 5, Figura 15

- ?*1974 *Gnathodus girtyi meischneri* sp. n. AUSTIN & HUSRI, pp. 53, 54, Lám. 1, figs. 1-3, 6; Lám. 9, fig. 3.
 ?1982 *Gnathodus girtyi meischneri*. AUSTIN & HUSRI; BELKA, Lám. 1, fig. 1.
 ?p.1985 *Gnathodus girtyi girtyi* HASS; VARKER & SEVASTOPULO, Lám. 5.6, fig. 2. [sólo].
 ?p.1987 *Gnathodus girtyi* HASS; Dean, pp. 50-53, Lám. 5, fig. 4 [sólo].
 ?1993 *Gnathodus girtyi meischneri* AUSTIN & HUSRI; PERRET, Lám. CV, fig. 35 [sólo].
 ?1996 *Gnathodus girtyi meischneri* AUSTIN & HUSRI; SKOMPSKI, pp. 199, 200, Lám. 1, figs. 4-7; Lám. 2, figs. 1, 2.
 ?p.1999 *Gnathodus girtyi meischneri* AUSTIN & HUSRI; MEISCHNER & NEMYROVSKA, Lám. 3, figs. 5, 7, 8 [non figs. 5, 7, 8=*Gnathodus girtyi girtyi* HASS].
 ?2005 *Gnathodus girtyi meischneri* AUSTIN & HUSRI; NEMYROVSKA, pp. 37, 38, Lám. 7, figs. 5, 14.
 ?p.2014 *Gnathodus girtyi meischneri* AUSTIN & HUSRI; NEQQAZI, RAJI & BENFRIKA, Figs. 5.13, 5.17, 5.19 [non Fig. 5.7=*Gnathodus girtyi girtyi* HASS].

Material <i>Gnathodus girtyi meischneri</i> ?		
Capa	Sinestrales	Dextrales
ID2/8-3	1	1

Descripción

Elemento pectiniforme carminiescafado con una lámina libre, fracturada en nuestro caso, y una plataforma estrecha y subtriangular.

En vista “oral” la plataforma presenta un parapeto “interno” y otro “externo” que se desarrollan en la parte “anterior” y central de la plataforma sin alcanzar el extremo “posterior” del elemento. Son parapetos poco desarrollados, especialmente el “externo”, el cual no presenta ornamentación. En el parapeto “interno” se desarrollan unas crestas y surcos transversales a éste, pero poco marcados. La carena, en posición central, se extiende hasta el extremo “posterior” de la plataforma y está formada por nódulos discretos de sección transversal subredondeada a subovalada.

En vista “aboral”, la cavidad basal es amplia, con su expansión “lateral externa” más desarrollada que la “interna”. Un surco central atraviesa la cavidad basal longitudinalmente.

Discusión

Los dos ejemplares recuperados de ID2/8-3 se adscriben con dudas a esta subespecie de *Gnathodus girtyi* debido a que son formas juveniles y a que no hemos obtenido formas adultas. Como hemos visto con *Gnathodus girtyi* y *Gnathodus bilineatus*, en los ejemplares experimentan cambios en su morfología durante su evolución ontogenética, por lo que es conveniente poseer el rango más completo posible de tallas, de formas juveniles a adultas, para realizar una determinación específica certera. Sus caracteres morfológicos generales (i.e. presencia de dos parapetos, plataforma subtriangular y cavidad basal) nos permiten asignarlos a la especie *Gnathodus girtyi*. Al poseer los distintos estadios ontogenéticos de *Gnathodus girtyi girtyi* representados en nuestras colecciones, nos permitiría diferenciarlos de las formas juveniles de esta subespecie, y por el escaso desarrollo de sus parapetos y su localización dentro de la plataforma (en su zona central), podríamos compararlos con ejemplares de *Gnathodus girtyi meischneri*. Al poseer exclusivamente formas juveniles y no conocer la evolución de sus parapetos no consideramos conveniente asignarlos a *Gn. g. meischneri* de forma concluyente.

Gnathodus girtyi rhodesi HIGGINS, 1975 (Elemento P₁) Lámina 5, Figura 16

- p.1957 *Gnathodus girtyi* HASS; BISCHOFF, p. 24, Lám. 4, fig. 21 [sólo].

- 1960 *Gnathodus clavatus* CLARKE, pp. 23, 24, Lám. IV, figs. 7, 8.
 1968 *Gnathodus girtyi* subsp. nov. HIGGINS & BOUCKAERT; p. 32, Lám. 5, fig. 12.
 1969 *Gnathodus girtyi simplex* DUNN; RHODES, AUSTIN & DRUCE, pp. 100, 101, Lám. 16, figs. 1a-4b.
 1971 *Gnathodus girtyi* HASS; COLLINSON, REXROAD & THOMPSON, fig. 4.
 1973 *Gnathodus girtyi* HASS; AUSTIN & ALDRIDGE, Lám. 2, figs. 2, 13.
 *1975 *Gnathodus girtyi rhodesi* HIGGINS, pp. 32, 33, Lám. 10, figs. 3, 4.
 p.1980 *Gnathodus girtyi rhodesi* HIGGINS; METCALFE, p. 304, Lám. 38, fig. 2 [sólo].
 1983b *Gnathodus girtyi rhodesi* HIGGINS; METCALFE, Lám. 1, figs. 7-10.
 1985 *Gnathodus girtyi rhodesi* HIGGINS; HIGGINS, p. 220, Lám. 6.2, fig. 1.
 1987 *Gnathodus girtyi* HASS; DEAN, pp. 50-53, Lám. 5, figs. 3, 9.
 1991 *Gnathodus rhodesi* HIGGINS; MENÉNDEZ-ÁLVAREZ, pp. 184, 185, Lám. 25, fig. 11.
 1996 *Gnathodus girtyi rhodesi* HIGGINS; SKOMPSKI, p. 200, Lám. 2, figs. 7, 8.

Material <i>Gnathodus girtyi rhodesi</i>	
Capa	Dextrales
Pc2359	1

Descripción

Elemento pectiniforme carminiescafo constituido por una lámina libre, fragmentada en nuestro caso, y una plataforma subtriangular, formada por parapetos. El parapeto “interno” presenta su máximo desarrollo en su parte “anterior” y no alcanza el extremo “posterior” del elemento. Está formado por una serie de crestas y surcos transversales a la plataforma que se convierten en nódulos hacia su parte “posterior”. El parapeto “externo” comienza más hacia la parte “posterior” de la plataforma que el “interno” y alcanzaría el extremo “posterior” de la plataforma, aunque al estar fracturado en nuestro ejemplar no puede determinarse con certeza. La carena está constituida por una serie de nódulos y se localiza en una posición central en la plataforma.

En vista “aboral”, la cavidad basal es subtriangular, amplia y con un surco que la atraviesa longitudinalmente.

Discusión

Elemento pectiniforme similar a *Gnathodus girtyi girtyi*, aunque con una morfología menos robusta. Se diferencia fundamentalmente en que el parapeto “interno” no alcanza el extremo “posterior” de la plataforma, mientras que el parapeto “externo” sí lo hace. Ambos parapetos están menos desarrollados que en *G. g. girtyi*. En el ejemplar ilustrado se observa que el desarrollo y morfología de los parapetos son distintos de los de *G. g. girtyi*, especialmente en el caso del parapeto “interno” que no alcanza el extremo “posterior” del elemento,

pero como su parapeto “externo” se encuentra ligeramente fracturado no se puede determinar con certeza que alcance el extremo “posterior” del elemento.

Gnathodus girtyi soniae RHODES, AUSTIN & DRUCE, 1969

(Elemento P₁)

Lámina 5, Figuras 17-22

- *1969 *Gnathodus girtyi soniae* subsp. nov. RHODES, AUSTIN & DRUCE, pp. 101, 102, Lám. 17, figs. 5a-8d.
 1975 *Gnathodus girtyi soniae* RHODES, AUSTIN & DRUCE; HIGGINS, p. 33, Lám. 9, fig. 10.
 p.1981 *Gnathodus girtyi* HASS; METCALFE, pp. 23, 25, Lám. 4, figs. 6a-d [sólo]
 1991 *Gnathodus soniae* RHODES, AUSTIN & DRUCE; MENÉNDEZ-ÁLVAREZ, pp. 187, 188, Lám. 25, fig. 12; Lám. 26, figs. 1-2.
 1993 *Gnathodus girtyi soniae* RHODES, AUSTIN & DRUCE; PERRET, p. 335-337, Lám. C V, fig. 30.
 ?2009 *Gnathodus soniae* RHODES, AUSTIN & DRUCE; GIBSHMAN, KABANOV, ALEKSEEV, GOREVA & MOSHKINA, Lám. 9, figs. 9, 10.
 2009 *Gnathodus girtyi soniae* RHODES, AUSTIN & DRUCE; NIKOLAEVA, KULAGINA, PAZUKHIN, KOCHETOVA & KONOVALOVA, Lám. 3, fig. 14.

Material <i>Gnathodus girtyi soniae</i>		
Capa	Sinestrales	Dextrales
TZ2/4-1	6	3
Pc2402	2	1
TZ2/4-2	1	1
Pc3864		1

Descripción

Elemento pectiniforme carminiescafo que presenta una lámina libre en posición “anterior” y una plataforma subtriangular en posición “posterior”. En vista “lateral”, la lámina libre está formada por hasta 12 denticulos en formas adultas, de sección transversal subovalada. Los denticulos son subtriangulares y, aunque están fusionados (menos en sus ápices) se encuentran individualizados. En vista “oral” la continuación de la lámina libre en la plataforma es la carena y está formada por una serie de nódulos que en su parte “anterior” pueden encontrarse fusionados formando una cresta, mientras que hacia la parte “posterior” se reconocen como nódulos discretos. Estos últimos nódulos pueden fusionarse “lateralmente” con algunos de los nódulos de los parapetos de la plataforma.

La plataforma está formada por dos parapetos, el “interno” comenzando más hacia la parte “anterior” de la plataforma que el “externo”. El parapeto “interno” presenta crestas y surcos transversales a la plataforma en su parte “anterior” y nódulos discretos hacia su parte “posterior”. El parapeto “externo” está formado por una

serie de nódulos discretos. Sobre la parte “anterior” de la plataforma “externa” se localizan, fuera del parapeto “externo”, uno o más nódulos discretos y bien desarrollados, que en ocasiones pueden fusionarse formando crestas semicirculares como en el caso de los ejemplares ilustrados en la Lámina 5, Figuras 18 y 20.

La cavidad basal, en vista “aboral”, es amplia, siendo su expansión “lateral externa” mayor que la “interna”. Presenta un surco que la atraviesa longitudinalmente por su parte central y que se extiende por el margen “basal” de la lámina libre.

Discusión

Esta subespecie de *Gnathodus girtyi* se caracteriza fundamentalmente por la presencia de uno o varios nódulos en la parte “anterior” de la plataforma “externa” fuera del parapeto “externo” y porque ambos parapetos llegan hasta el extremo “posterior” de la plataforma. Puede presentar rasgos morfológicos tanto de *Gn. g. girtyi* como de *Gn. g. intermedius*. La plataforma puede ser triangular, alcanzando ambos parapetos el extremo “posterior” del elemento y en ocasiones fusionándose los nódulos de la carena con los de los parapetos formando crestas y surcos como en *Gn. g. girtyi* (Lám. 5, Figs. 17, 18, 20-22), o ser más o menos rectangular con los parapetos rodeando la carena como en *Gn. g. intermedius* (Lám. 5, Fig. 19) pero más próximos a la carena que en esta última subespecie.

Gnathodus girtyi sspp.

(Elemento P₁)

Material <i>Gnathodus girtyi</i> ssp.		
Capa	Sinestrales	Dextrales
TZ2/4-1	15	13
Pc2402	3	5
TZ2/4-2	2	6
Pc3848	1	

Discusión

Se adscriben a este grupo aquellos ejemplares que por su morfología general se asemejan a *G. girtyi*, pero que por su estado de preservación no permiten observar o distinguir los caracteres necesarios para incluirlos en alguna de las subespecies de *G. girtyi*.

Elemento P₂ de *Gnathodus girtyi* sensu

GRAYSON *et al.* (1990)

Lámina 6, Figura 10

1932 *Bryantodus delicatulus* STAUFFER & PLUMMER, pp. 29, Lám. 2, fig. 27.

- p.?1969 *Ozarkodina delicatula* (STAUFFER & PLUMMER); RHODES, AUSTIN & DRUCE, pp. 171, 172, Lám. 27, fig. 15 [sólo].
- 1975 *Ozarkodina delicatula* (STAUFFER & PLUMMER); HIGGINS, p. 69, Lám. 5, fig. 11.
- p.1981 *Ozarkodina delicatula* (STAUFFER & PLUMMER); METCALFE, Lám. 19, fig. 4 [sólo].
- 1990 “*Neognathodus*” spp. GRAYSON, MERRILL & LAMBERT, p. 379, Lám. 3, figs. 10, 11, 18, 22, 41; Lám. 4, figs. 16, 18-30.
- p.2008 Éléments Pb KULLMANN, PERRET MIROUSE & DELVOLVÉ, fig. 9.9 [sólo]; Lám. 10.7 [sólo].

Material <i>Ozarkodina delicatula</i> s.f.		
Capa	Sinestrales	Dextrales
TZ2/4-1	5	1
TZ2/4-2	4	

Denominación morfotaxonómica: *Ozarkodina delicatula* s.f. (STAUFFER & PLUMMER, 1932).

Descripción

Elemento ramiforme angulado con procesos “anterior” y “posterior” aproximadamente en el mismo plano vertical, separados por un ángulo de unos 120°.

Ambos procesos tienen una base bien desarrollada y se encuentran comprimidos “lateralmente” en vista “oral”. El extremo distal del proceso “anterior” es recto a redondeado, mientras que el extremo distal del proceso “posterior” es redondeado. Ambos se curvan hacia la parte “interna” ligeramente y parte “posterior” del proceso “posterior” se curva de forma marcada en sentido “aboral”. El proceso “anterior” posee de 7 a 9 denticulos en las formas juveniles y adultas respectivamente, y su morfología es triangular y discreta en las primeras y triangulares y fusionados, excepto en sus ápices, en las segundas. Se inclinan “posteriormente”, en especial los previos a la cúspide (los “posteriores” del proceso “anterior”). Los denticulos del proceso “posterior” varían de 10 a 13 en los ejemplares estudiados siendo su morfología también variable, pudiendo ser triangulares a alargados, discretos en juveniles y parcialmente fusionados en formas adultas. Al igual que los del proceso “anterior”, se encuentran comprimidos “lateralmente” y se inclinan “posteriormente”. Los denticulos disminuyen de tamaño hacia el extremo “posterior” del elemento, donde se encuentran fusionados y alcanzan el extremo distal del elemento.

La cúspide es triangular y hasta dos veces mayor que los denticulos, aunque en algunos ejemplares la diferencia de tamaño no es tan marcada. Está comprimida “lateralmente”, fusionada en su base con los denticulos del proceso “anterior” y primero del “posterior” y se inclina “posteriormente” de forma notoria. Su ápice es discreto y triangular.

La cavidad basal se encuentra debajo de la cúspide siendo observable tanto en vista “lateral” como en vista “aboral”. Es subtriangular y amplia, estrechándose hacia los laterales y extendiéndose en forma de surco por el margen “aboral” de ambos procesos.

Discusión

Este tipo de elemento P_2 se encuentra ampliamente ilustrado en el trabajo de GRAYSON *et al.* (1990) como elemento P_2 del aparato conodontal del género *Neognathodus*. En ese mismo trabajo, los autores establecen las relaciones filogenéticas entre las formas misisípicas y sus descendientes pensilvánicas. *Neognathodus* habría derivado de *G. girtyi* y en concreto de *G. girtyi simplex* DUNN. Además, el elemento P_2 de *G. bilineatus* y sus descendientes pensilvánicos, *Declinognathodus*, *Idiognathoides* e *Idiognathodus*, que presentan un mayor arqueamiento del elemento P_2 pero con el patrón morfológico del elemento P_2 de *G. bilineatus*, se diferencia en varios aspectos según las ilustraciones de los autores del de *Neognathodus*. El elemento P_2 de *Declinognathodus*, *Idiognathoides* e *Idiognathodus*, es menos arqueado que el de *Neognathodus*, especialmente en el extremo “posterior” del proceso “posterior” que en el elemento P_2 de *Neognathodus*, el cual presenta una marcada curvatura hacia la parte “aboral”, por lo que este extremo tiene una forma muy redondeada. Además, los procesos del elemento P_2 de *Neognathodus* no son tan largos como los del P_2 de *G. bilineatus*, además de presentar un número menor de denticulos en el proceso “anterior”. Respecto a los denticulos, en el proceso “posterior” del elemento P_2 de *Neognathodus*, éstos tapizan el margen “posterior” del extremo “posterior” mientras que en el P_2 de *G. bilineatus*, *Declinognathodus* y demás, se mantienen en la parte “oral” del proceso. Otro aspecto a señalar es la cavidad basal de ambos elementos, que en ambos es triangular y de sección ovalada pero en *Neognathodus* es mucho más amplia y globosa que la de *G. bilineatus*.

Basándonos en: (i) las diferencias entre los elementos P_2 de *Neognathodus* y *G. bilineatus*, *Declinognathodus*, *Idiognathoides* e *Idiognathodus*; (ii) las relaciones filogenéticas establecidas por GRAYSON *et al.* (1990) entre *G. girtyi simplex* y *Neognathodus*; y (iii) a la menor velocidad de evolución del elemento P_2 y del resto de elementos del aparato conodontal respecto del P_1 [que como señalan MERRILL *et al.* (1990) permiten el reconocimiento de relaciones filogenéticas genéricas y supragenéricas, así aplicadas por GRAYSON *et al.* (1990)], consideramos que *G. girtyi simplex* y *Neognathodus* habrían compartido el mismo elemento P_2 , tal vez con ligeras modificaciones en *Neognathodus*. Por lo tanto, aquellos elementos P_2 de *Ozarkodina delicatula* s.f. con la morfología descrita anteriormente los asignamos a la especie *G. girtyi*.

“*Gnathodus*” *homopunctatus* ZIEGLER, 1960

(Elemento P_1)

Lámina 5, Figuras 23-26

- 1957 *Gnathodus commutatus punctatus* BISCHOFF, p. 24, Lám. 4 figs. 7-11, 14.
- *1960 *Gnathodus commutatus homopunctatus* (nom. nov. para *Gnathodus commutatus punctatus* BISCHOFF, 1957), ZIEGLER, p. 39, Lám. 4, fig. 3.
- 1961 *Gnathodus commutatus homopunctatus* ZIEGLER; HIGGINS, Lám. x, fig. 9, text-fig. 1c.
- 1962 *Gnathodus commutatus homopunctatus* ZIEGLER; HIGGINS, Lám. 2, fig. 21.
- 1969 *Gnathodus homopunctatus* ZIEGLER; RHODES, AUSTIN & DRUCE, p. 103, Lám. 19, figs. 5a-8d.
- 1970 *Gnathodus homopunctatus* ZIEGLER; MARKS & WENSINK, pp. 259, 260, Lám. 3, figs. 2a, b.
- 1973 *Gnathodus homopunctatus* ZIEGLER; AUSTIN & ALDRIDGE, Lám. 1, fig. 2, Lám. 2, fig. 8.
- 1974 *Gnathodus commutatus homopunctatus* ZIEGLER; MATTHEWS & THOMAS, Lám. 51, fig. 6.
- 1975 *Gnathodus homopunctatus* ZIEGLER; HIGGINS, pp. 33, 34, Lám. 7, figs. 1-6; Lám. 10, fig. 7.
- 1981 *Gnathodus homopunctatus* ZIEGLER; METCALFE, p. 27, Lám. 5, figs. 1-5.
- 1983a *Gnathodus homopunctatus* ZIEGLER; METCALFE, Lám. 2, fig. 4.
- 1985 *Gnathodus homopunctatus* ZIEGLER; VARKER & SEVASTOPULO, p. 200, Lám. 5.5, figs. 14, 15, 19, 21, 22.
- 1985 *Paragnathodus homopunctatus* (ZIEGLER); WEYANT, Lám. 5, figs. 8, 9.
- 1985 *Gnathodus homopunctatus* ZIEGLER; BELKA, Lám. 5, figs. 6-14.
- 1985 *Gnathodus homopunctatus* ZIEGLER; HUSRI & AUSTIN, Lám. 1, fig. 11.
- 1986 *Gnathodus homopunctatus* ZIEGLER; BELKA & GROESSENS, Lám. 7, figs. 11-15.
- 1991 *Gnathodus* s.l. *homopunctatus* ZIEGLER; STONE, pp. 28, 29, Lám. 3, figs. 1-4.
- 1991 *Gnathodus homopunctatus* ZIEGLER; MENÉNDEZ-ÁLVAREZ, pp. 177-179, Lám. 24, figs. 8, 10, 11.
- 1993 *Gnathodus homopunctatus* ZIEGLER; DAVIES, AUSTIN & MOORE, Lám. 2, figs. 3a-c.
- 1993 *Pseudognathodus homopunctatus* (ZIEGLER); PERRET, p. 349, 351, Lám. C V, figs. 21-26.
- 1996 *Pseudognathodus homopunctatus* (ZIEGLER); SKOMPSKI, Lám. 1, fig. 10; Lám. 2, fig. 3.
- 1996 *Pseudognathodus homopunctatus* (ZIEGLER); RODRÍGUEZ CAÑERO & GUERRA-MERCHÁN, p. 255, Lám. II, figs. 1-4.
- 1998 “*Gnathodus*” *homopunctatus* ZIEGLER; BELKA & LEHMANN, Lám. 2, figs. 7-8 (elementos “Pa”).
- 1999 *Pseudognathodus homopunctatus* ZIEGLER; MEISCHNER & NEMYROVSKA, Lám. 4, figs. 5, 7, 11, 23.
- 1999 *Gnathodus homopunctatus* ZIEGLER; SOMERVILLE, Lám. 1, figs. 16-19.
- 1999 *Gnathodus homopunctatus* ZIEGLER; SOMERVILLE & SOMERVILLE, Lám. 1, fig. 11.
- 1999 *Gnathodus homopunctatus* ZIEGLER; BOŠIĆ, Lám. 3, fig. 1.
- 2005 *Pseudognathodus homopunctatus* ZIEGLER; QI & WANG, Lám. 1, fig. 1.
- 2005 *Pseudognathodus homopunctatus* (ZIEGLER); BLANCO-FERRERA, GARCÍA-LÓPEZ & SANZ-LÓPEZ, p. 25, fig. 6.31.
- 2005 *Pseudognathodus homopunctatus* (ZIEGLER); NEMYROVSKA, pp. 45, 46, Lám. 7, figs. 2, 3.
- 2006 *Pseudognathodus homopunctatus* (ZIEGLER); NEMYROVSKA, PERRET-MIROUSE & WEYANT, Lám. 4, figs. 1-5, 7.
- 2009 *Pseudognathodus homopunctatus* (ZIEGLER); NIKO-

LAEVA, KULAGINA, PAZUKHIN, KOCHETOVA & KONOVALOVA, Lám. 3, fig. 10.

2012 *Lochriea homopunctatus* (ZIEGLER); ATAKUL-ÖZDEMİR, PURNELL & RILEY, p. 1288, 1289, figs. 2A-F.

2014 *Pseudognathodus homopunctatus* (ZIEGLER); NEQAZI, RAJI & BENFRIKA, Fig. 5.9.

Material " <i>Gnathodus</i> " <i>homopunctatus</i>			
Capa	Sinestrales	Dextrales	Fragmentos
TZ2/4-1	5	9	
Pc2402	2	3	
TZ2/4-2	6	4	
Pc3864	2	2	
TZ5/4		1	
TZ5/6		1	1
TZ5/7	1		
Pc3808		2	
ID2/8-2	9	12	2
Pc2356	1	4	2
ID2/8-3	12	11	4
Pc2358	2		

Descripción

Elemento pectiniiforme carminiescafado que se caracteriza por una plataforma más o menos simétrica y una lámina libre. La lámina libre, en vista "oral", se encuentra comprimida "lateralmente" y presenta hasta 10 denticulos triangulares, también comprimidos de forma "lateral", que están fusionados en gran parte de su longitud excepto en los ápices. La lámina libre se continúa en la plataforma en forma de carena simple constituida por nódulos discretos. Aunque la carena ocupa una posición central en la plataforma, puede estar ligeramente curvada hacia la parte "externa" lo que permite distinguir, aunque con dificultad, una plataforma "interna", del lado cóncavo, y una plataforma "externa", del lado convexo.

La plataforma es más o menos simétrica, con morfología ovalada y presenta una ornamentación sencilla de nódulos dispuestos longitudinalmente a la carena y a los márgenes de la plataforma. En ambas plataformas los nódulos pueden fusionarse formando unas pequeñas crestas longitudinales. El margen "externo" de la plataforma, en general, o de la plataforma "externa" en particular, es convexo en toda su longitud de forma que la plataforma "externa" presenta una morfología semicircular a subovalada. El margen "interno" de la plataforma "interna" es convexo en gran parte de su desarrollo, excepto en la parte del extremo "posterior" del elemento donde se vuelve ligeramente cóncavo, curvándose ligeramente hacia la carena.

La cavidad basal en vista "aboral" es subovalada con un surco central que se extiende por el margen basal de la lámina libre.

Discusión

Las características morfológicas de los ejemplares obtenidos son las que definen esta especie. Como se ha mencionado anteriormente, la adscripción genérica a *Gnathodus* se mantienen provisionalmente hasta que se pueda confirmar la propuesta de ATAKUL-ÖZDEMİR *et al.* (2012) de asignarlo al género *Lochriea*.

Gnathodus praebilineatus BELKA 1985 *transicional a Gnathodus bilineatus* (ROUNDY, 1926)

(Elemento P₁)

Lamina 5, Figura 6

Material <i>Gn. praebilineatus</i> <i>trans</i> <i>Gn. bilineatus</i>	
Capa	Dextrales
TZ2/4-2	1

Descripción

Elemento pectiniiforme carminiescafado formado por una lámina libre fragmentada y una plataforma subcuadrangular. La lámina libre se encuentra comprimida "lateralmente" y presenta en su parte "oral" una serie de denticulos, también comprimidos en sentido "lateral", fusionados en gran medida excepto en sus ápices, los cuales son de tipo triangular y de sección ovalada.

En vista "oral" la plataforma está formada por una plataforma externa subcuadrangular, cuyo margen "anterior" es recto y se une con un ángulo de aproximadamente 90° con la lámina libre; tiene como ornamentación nódulos discretos dispuestos aleatoriamente y una serie de nódulos alineados en su margen "externo" formando una cresta. La plataforma "interna" es subrectangular, y la anchura máxima se encuentra en su parte "anterior" y disminuye "posteriormente". El margen "anterior" del parapeto "interno" se encuentra en un ángulo recto con la lámina libre y en él se observa un surco de morfología triangular, más amplio "anteriormente" y que se extiende entre la carena y el parapeto en forma de surco adcarenal estrecho y somero. El parapeto "interno" se extiende hasta el extremo "posterior" del elemento, casi hasta el mismo punto que la carena. Su margen es ligeramente sinuoso a recto. El parapeto está atravesado por una serie de crestas y surcos transversales poco desarrollados.

La carena es la continuación de la lámina libre en la plataforma, ocupa una posición central, y está formada por una serie de nódulos discretos. Algunos se encuentran ligeramente fusionados en su parte "anterior".

En vista "aboral" la cavidad basal es amplia, subcuadrangular y con un surco que la atraviesa longitudinalmente por su parte central y que se extiende por el margen "basal" de la lámina libre.

Discusión

En el ejemplar TZ2/4-2/336, la morfología de la plataforma es como la de *Gnathodus bilineatus bilineatus*, especialmente en lo referente a la plataforma “externa” de tipo subcuadrangular. No obstante se diferencia de esta subespecie en que el parapeto “interno” no es tan sinuoso como en *Gn. b. bilineatus*, es más simple, la ornamentación de la plataforma “externa” es muy sencilla, apenas algún nódulo discreto y una serie de nódulos formando una cresta poco marcada en el margen “externo” de la plataforma “externa”, y carece de la fila de nódulos en la parte “posterior” del elemento entre la carena y la plataforma “externa”, que debería estar presente en el estadio ontogénético del ejemplar, ya que es una forma adulta.

Se asemeja a *Gnathodus praebilineatus* en la falta de la fila de nódulos en la parte “posterior-externa” de la plataforma, en un parapeto “interno” no sinuoso, con una ornamentación en crestas y surcos menos marcada que en *Gn. bilineatus* y en la sencilla y escasa ornamentación de la plataforma “externa”, pero se diferencia de esta especie en el diseño subcuadrangular de la plataforma “externa” y en la morfología general de la plataforma que son como las de *Gn. b. bilineatus*. Al presentar caracteres morfológicos de una y otra especie se considera a este ejemplar una forma transicional entre ambas.

El ejemplar TZ2/4-2/336 es muy similar a los ilustrados en VON BITTER & PLINT-GEERL (1982; Lám. 6, figs. 6, 8, 9, 11) bajo el nombre *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY), material que fue revisado por la autora del presente trabajo (colección del Dr. PETER VON BITTER). Estos ejemplares son formas juveniles con parapetos “internos” no igual de sinuosos ni con una ornamentación igual de desarrollada como en *Gnathodus bilineatus bilineatus* pero más cortos que en *Gnathodus praebilineatus*. La ornamentación de la plataforma “externa” no es visible en los elementos porque se encuentran mal preservados pero en el caso del ejemplar de la Figura 9, Lámina 9 se observaron una serie de nódulos incipientes cercanos a la parte “posterior” de la plataforma “externa”, pero no pudo confirmarse que conformasen una fila de nódulos como en el caso de *Gn. bilineatus bilineatus*. La morfología de la plataforma “externa” es de tipo subcuadrangular, más parecida a la de *Gn. bilineatus bilineatus* que a la de *Gn. praebilineatus*.

Gnathodus pseudosemiglaber THOMPSON & FELLOWS, 1970 (Elemento P₁) Lámina 6, Figura 1

- p.1969 *Gnathodus antetexanus* REXROAD & SCOTT; RHODES, AUSTIN & DRUCE, pp. 93, 94, Lám. 18, fig. 13 [sólo].
p.1970 *Gnathodus semiglaber* BISCHOFF; MARKS & WENSINK, p. 264, Lám. 3, figs. 19 [sólo].
p.1970 *Gnathodus typicus* COOPER; MARKS & WENSINK, p. 264, Lám. 4, figs. 1, 2, 5 [sólo].
*1970 *Gnathodus texanus pseudosemiglaber* n. subsp. THOMP-

- SON & FELLOWS, p. 88, Lám. 2, figs. 6, 8, 9, 11-13.
1971 *Gnathodus texanus pseudosemiglaber* THOMPSON & FELLOWS; COLLINSON, REXROAD & THOMPSON, fig. 4.
1974 *Gnathodus texanus texanus* (ROUNDY); MATTHEWS & THOMAS, Lám. 50, fig. 24.
1974 *Gnathodus texanus pseudosemiglaber* THOMPSON & FELLOWS; MATTHEWS & THOMAS, Lám. 51, figs. 22, 25, 26.
1981 *Gnathodus texanus pseudosemiglaber* THOMPSON & FELLOWS; METCALFE, p. 29, Lám. 6, figs. 1-3.
?1981 *Gnathodus girtyi* HASS; METCALFE, Lám. 6, figs. 1-3.
1981 *Gnathodus antetexanus* REXROAD & SCOTT; METCALFE, Lám. 3, figs. 1a-d.
1982 *Gnathodus girtyi girtyi* HASS; HIGGINS & WAGNER-GENTIS, Lám. 34, fig. 9.
1982 *Gnathodus semiglaber* BISCHOFF; HIGGINS & WAGNER-GENTIS, Lám. 34, fig. 6.
1982 *Gnathodus texanus pseudosemiglaber* THOMPSON & FELLOWS; HIGGINS & WAGNER-GENTIS, Lám. 34, fig. 11.
1983a *Gnathodus pseudosemiglaber* THOMPSON & FELLOWS; METCALFE, Lám. 2, fig. 3.
1985 *Gnathodus pseudosemiglaber* THOMPSON & FELLOWS; VARKER & SEVASTOPULO, p. 196, Lám. 5.3, figs. 15, 18.
1985 *Gnathodus pseudosemiglaber* THOMPSON & FELLOWS; WEYANT, Lám. 5, figs. 12, 13.
1985 *Gnathodus pseudosemiglaber* THOMPSON & FELLOWS; BELKA, Lám. 6, figs. 5-13.
1985 *Gnathodus pseudosemiglaber* THOMPSON & FELLOWS; HUSRI & AUSTIN, Lám. 1, figs. 1, 13, 15, 16.
1986 *Gnathodus pseudosemiglaber* THOMPSON & FELLOWS; BELKA & GROESSENS, Lám. 5, figs. 10-15, Lám. 7, figs. 1-3.
1988 *Gnathodus pseudosemiglaber* THOMPSON & FELLOWS; SWEET, Fig. 5.50, fig. 17.
1991 *Gnathodus pseudosemiglaber* (THOMPSON & FELLOWS); MENÉNDEZ-ÁLVAREZ, pp. 180-182, Lám. 25, figs. 1-7.
1993 *Gnathodus pseudosemiglaber* THOMPSON & FELLOWS; PERRET, p. 325, Lám. C V, figs. 1-13.
1994 *Gnathodus pseudosemiglaber* THOMPSON & FELLOWS; BELKA & KORN, Lám. 2, figs. 3, 4.
1999 *Gnathodus pseudosemiglaber* THOMPSON & FELLOWS; MEISCHNER & NEMYROVSKA, Lám. 1, figs. 4, 8; Lám. 2, fig. 6.
1998 *Gnathodus pseudosemiglaber* THOMPSON & FELLOWS; PERRI & SPALETTA, Lám. 1, figs. 12-14; Lám. 2, fig. 12.
1999 *Gnathodus pseudosemiglaber* THOMPSON & FELLOWS; BOŠIĆ, p. 175, Lám. 2, fig. 7.
2002a *Gnathodus pseudosemiglaber* THOMPSON & FELLOWS; GARCÍA-LÓPEZ & SANZ-LÓPEZ, Lám. 2, fig. 22.
2002b *Gnathodus pseudosemiglaber* (THOMPSON & FELLOWS); GARCÍA-LÓPEZ & SANZ-LÓPEZ, Lám. 4, fig. 7.
2005 *Gnathodus pseudosemiglaber* THOMPSON & FELLOWS; BLANCO-FERRERA, GARCÍA-LÓPEZ & SANZ-LÓPEZ, p. 24, figs. 6.27-6.29.
2005 *Gnathodus pseudosemiglaber* THOMPSON & FELLOWS; NEMYROVSKA, Lám. 6, figs. 1, 9, 12.
2006 *Gnathodus pseudosemiglaber* THOMPSON & FELLOWS; NEMYROVSKA, PERRET-MIROUSE & WEYANT, Lám. 3, figs. 2-8, 10, 14.
2007 *Gnathodus pseudosemiglaber* THOMPSON & FELLOWS; BONCHEVA, BAHRAMI, YAZDI & TORABY, p. 341, Lám. 2, figs. 3, 23; Lám. 3, fig. 9.

Material <i>Gnathodus pseudosemiglaber</i>	
Capa	Sinestrales
AK1/4-1	1

Descripción

Elemento pectiniforme carminiescafo que cuya lámina libre se encuentra ausente por fracturación y plataforma triangular. En vista “oral” la plataforma es más ancha en su parte “anterior”, estrechándose “posteriormente”. Presenta dos parapetos, uno “interno” que se extiende más hacia la parte “posterior” de la plataforma que el “externo”. Ambos parapetos no se desarrollan más allá de la mitad de la plataforma. El parapeto “interno” presenta una serie de crestas y surcos no muy desarrollados hacia su parte “posterior”.

Destaca la presencia de una carena en forma de cresta sencilla y estrecha en su parte “anterior” que se expande “posteriormente” formando crestas, y que se desarrolla más hacia la parte “posterior” que los parapetos.

En vista “aboral” la cavidad basal es de tipo triangular, amplia y profunda. Presenta un surco en su parte media que se prolonga hacia los extremos de la cavidad basal, tanto “anterior” como “posterior”.

Discusión

El ejemplar estudiado está “decolorado” con zonas en su parte “oral” de color blanquecino. Su textura y color aparente son diferentes al resto de conodontos asociados a la sección de Akerchi. Por lo expuesto podría tratarse de un elemento reelaborado, pero no se observan otros datos que puedan indicarlo.

Gnathodus spp. (Elemento P₁)

Material <i>Gnathodus</i> spp.		
Capa	Sinestrales	Dextrales
TZ2/1-3	1	
AK1/4-1	1	
ID2/8-2		1

Discusión

En esta categoría se incluyen todos aquellos elementos P₁ de *Gnathodus* que debido a su estado de preservación, fundamentalmente por fracturación, no se pueden adscribir a alguna de las especies de gnatódidos reconocidas previamente.

Familia *Idiognathodontidae* HARRIS & HOLLINGSWORTH, 1933

A principios del Bashkiriense se produce un cambio en las faunas de conodontos con respecto a las que predominaron durante gran parte del Viseense y del Serpujoviense. Gran parte de los géneros y especies del

Misisípico se extinguen previamente al Pensilvánico, unos pocos superan el límite Misisípico-Pensilvánico para extinguirse seguidamente y nuevos géneros y especies evolucionan de las formas misisípicas para caracterizar el Pensilvánico. Esta familia es una de las más importantes del Pensilvánico, ya que en la base del Bashkiriense se originan gran parte de los géneros que lo caracterizan: *Declinognathodus* DUNN, *Idiognathoides* HARRIS & HOLLINGSWORTH, *Neognathodus* DUNN (estos tres primeros inmediatamente después del límite del Misisípico-Pensilvánico), *Idiognathodus* GUNNELL y *Streptognathodus* STAUFFER & PLUMMER (estos último a partir del Bashkiriense medio) y con ellos se ha establecido gran parte de la biozonación del Pensilvánico.

Tradicionalmente, para diversos autores *Gnathodus girtyi simplex* DUNN sería el ancestro de todos los taxones del Pensilvánico. Según DUNN (1970a), *G. g. simplex* sería el ancestro directo de *Declinognathodus* y *Neognathodus*, y evolucionaría hasta originar a *Idiognathoides* vía *Gnathodus defectus* DUNN (GRAYSON *et al.*, 1990) (Fig. 6.15A). *Gnathodus girtyi simplex* también sería el ancestro de *Declinognathodus* según señalan STRAKA & LANE (1970), LANE & STRAKA (1974) y LANE & MANGER (1985) (Fig. 6.15B), el cual posteriormente habría dado lugar a *Idiognathoides* y *Neognathodus*.

GRAYSON *et al.* (1990) revisaron las relaciones filogenéticas de los taxones misisípicos *Gnathodus bilineatus* y *G. girtyi*, y de los taxones pensilvánicos *Declinognathodus*, *Idiognathoides*, *Idiognathodus* y *Neognathodus* a partir de sus aparatos multielementales. Como se ha mencionado en el apartado del género *Gnathodus*, los elementos que ocupaban las posiciones Pa (=P₁) y Pb (=P₂), presentaban la mayor variación morfológica mientras que los elementos M y S parecían mantenerse estables. Concluyeron que se podían diferenciar tres tendencias principales en la evolución de los conodontos del límite Misisípico-Pensilvánico (Fig. 6.15C): (i) *Declinognathodus* y probablemente *Idiognathodus*, descenderían de *Gnathodus bilineatus*, a partir de la similitud de los elementos P₂ de estos taxones, de forma que el elemento P₁ de *G. bilineatus* habría sufrido una reducción en el tamaño y pérdida de ornamentación del margen de plataforma “externa”, ampliándose el margen noduloso “externo”, y su posterior separación para la formación de una carena en posición media; (ii) *Declinognathodus* sería el ancestro directo de *Idiognathoides*, por retención de las morfologías de los morfotipos “*noduliferus*” y “*sulcatus*” (para estos autores todas las especies de *Idiognathoides* reconocidas eran morfotipos de dos únicas especies *Ids. sulcatus* e *Ids. sinuatus*); y (iii) *G. g. simplex* sería el ancestro directo exclusivamente de *Neognathodus*, el cual habría perdido la plasticidad morfológica de su ancestro, evidenciándose en que ambos parapetos se desarrollan hasta el extremo “posterior” de la plataforma incluso en elementos juveniles de *Neognathodus*. Respecto al origen de *Idiognathodus*, GRAYSON *et al.* (1990) no descartan la hipótesis propuesta por DUNN (1970a) de que evolucionara a partir de *Declinognathodus* mediante

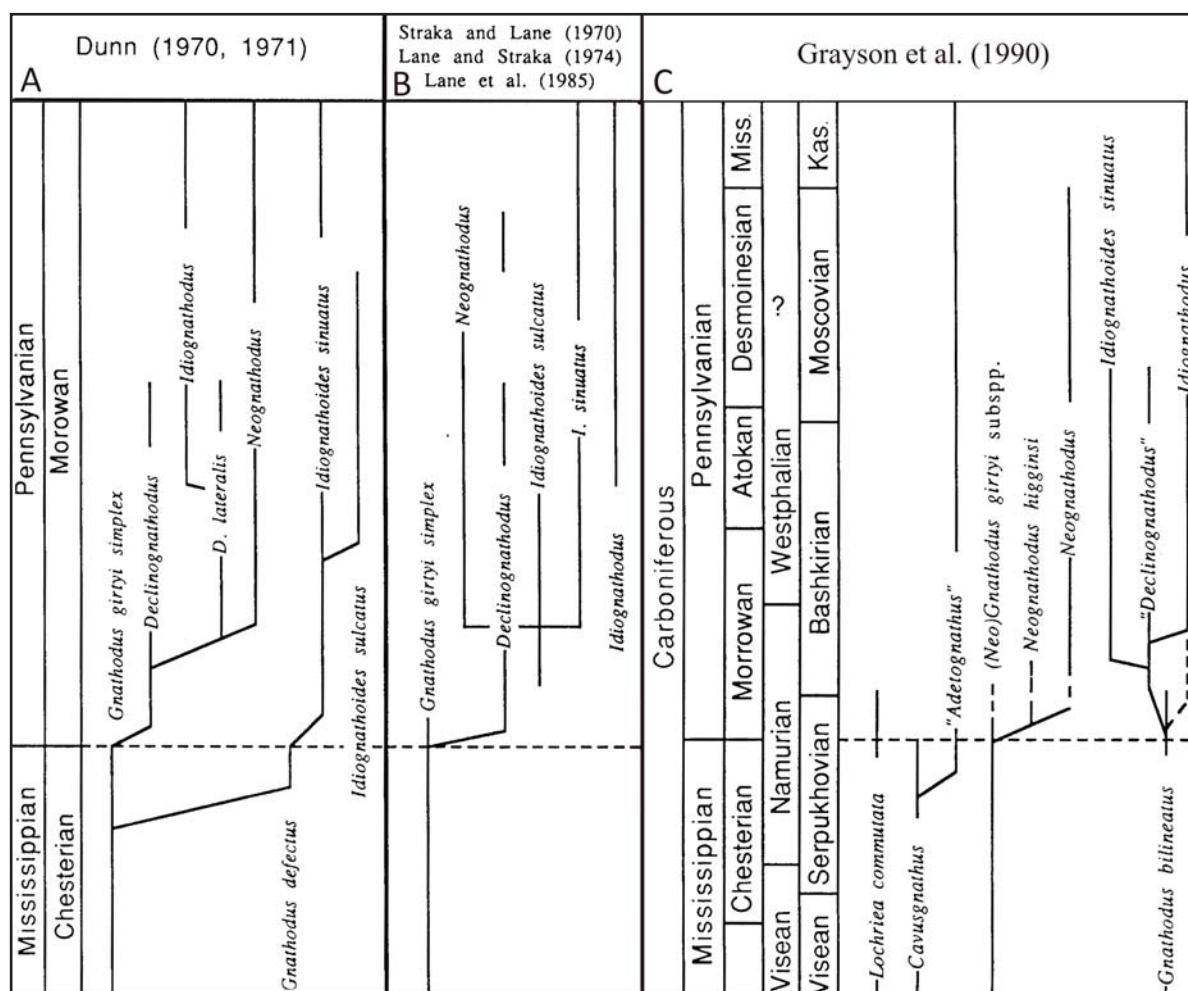


Figura 6.15.- Esquemas filogenéticos de *Gnathodus* según GRAYSON *et al.* (1990).

la retención y modificación de la morfología del morfotipo “*lateralis*” para producir *Idiognathodus primulus* HIGGINS, pero destacan la gran similitud de los elementos P₂ de *G. bilineatus* e *Idiognathodus*, lo que podría indicar una relación evolutiva directa. GRAYSON *et al.* (1990), a partir de las comparación de los elementos ramiformes de los aparatos conodontales sugirieron que sería más correcto situar a las formas pensilvánicas pertenecientes a la Familia Idiognathodontidae en la Familia Gnathodontidae.

Otro modelo filogenético fue el propuesto por NEMIROVSKAYA & NIGMADGANOV (1994) a partir de la distribución de los elementos P₁ cerca del límite Misisípico-Pensilvánico en la sección de Aksu en Tien Shan (Asia Central), caracterizada por una sedimentación de aguas profundas (Fig. 6.16). Estos autores confirman mediante elementos P₁ lo propuesto por GRAYSON *et al.* (1990), de forma que también reconocen que *G. bilineatus* sería el ancestro directo de *Declinognathodus* reflejado en la línea filogenética propuesta por ellos de *G. b. bollandensis*—*postbilineatus*—*praenoduliferus*—*noduliferus*. Además, señalan que los datos obtenidos en esta sección (como es el reconocimiento de una de las primeras formas de *Idiognathoides*, *Id. asiaticus* NIGMADGANOV & NEMIROVSKAYA demuestran no sólo que *Declinognathodus* evolucionó de *G. bilineatus*, sino también *Idiognathoides* proponiendo la siguiente evolución

filogenética: *G. b. bollandensis*—*G. postbilineatus*—*Idiognathoides asiaticus*—*Id. sinuatus* e *Id. corrugatus*.

NEMIROVSKA (1999), basándose en las faunas de conodontos de la Cuenca del Donets propone cinco tendencias principales en la evolución de los conodontos del Bashkiriense (Fig. 6.17), (i) *Gnathodus bilineatus* sería el ancestro de *Ids. sinuatus* y de *Ids. corrugatus*, (ii) *G. girtyi* habría dado origen a *Neognathodus symmetricus* y al género *Ferganaegnathodus* NEMIROVSKAYA & NIGMADGANOV, (iii) *Adetognathus* habría evolucionado a partir de *Cavusgnathus*, (iv) *Idiognathodus* podría haber evolucionado a partir de *Declinognathodus lateralis* (*D. lateralis*—*D. pseudolateralis*—*Idiognathodus*) o a partir de *Ferganaegnathodus* (*F. ferganaensis*—*F. dzhenchuraevae* nom. nud.—*Idiognathodus*), y (v) el origen incierto de *Streptognathodus*, ya que podría haberse originado a partir de *D. lateralis* o de *Ferganaegnathodus* como *Idiognathodus*. En las asociaciones de conodontos de la Cuenca del Donets no halla evidencias de que *Gn. bilineatus* evolucionara a *Declinognathodus* e *Idiognathoides*, debido a que no recupera las especies transicionales *D. praenoduliferus* e *Id. asiaticus*, pero menciona que se encuentran presentes en la secuencia del Misisípico-Pensilvánico de Tien Shan en Asia Central. En el caso de *Idiognathoides*, *Ids. sulcatus* poseería un origen incierto, ya que por la forma general de su plataforma y sus parapetos nodulares

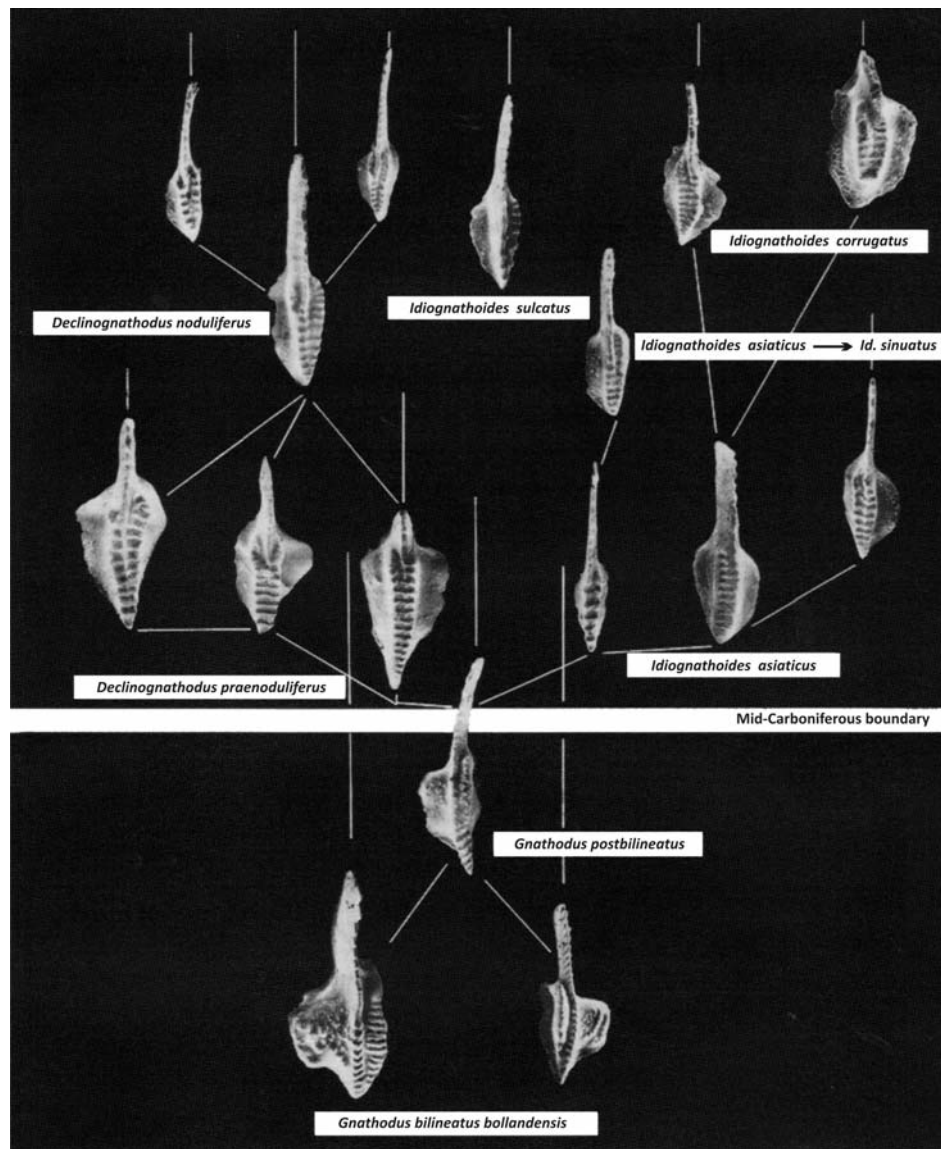


Figura 6.16.- Relaciones filogenéticas de las familias Gnathodontidae e Idiognathodontidae en el límite Misisípico-Pensilvánico según NEMIROVSKAYA & NIGMADGANOV (1994). Tomada de NEMYROVSKA (1999).

se asemeja a *D. noduliferus*, pero también podría haberse originado de *G. postbilineatus* vía *Ids. macer*.

SANZ-LÓPEZ *et al.* (2006) recuperan en la sección de Millaró (Zona Cantábrica) ejemplares de una nueva especie de declinognatódido, *Declinognathodus berneseae* SANZ-LÓPEZ, BLANCO-FERRERA, GARCÍA-LÓPEZ & SÁNCHEZ DE POSADA, que aparece previamente a *Declinognathodus noduliferus* s.l. NEMYROVSKA *et al.* (2011) también registran *D. berneseae* en la sección de La Lastra (Zona Cantábrica) y en función de la asociación de conodontos presente consideran a *D. berneseae* como una forma transicional entre *Declinognathodus praenoduliferus* y *D. noduliferus* s.l. SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA (2013) también registran especímenes de *D. berneseae* varios metros antes de la primera presencia de *D. inaequalis* en la sección tipo de la Formación Barcaliente, este último considerado como uno de los primeros declinognatódidos del grupo “*noduliferus*” según HIGGINS (1975). En esta misma sección, *D. praenoduliferus* no se registra hasta los 135 m por encima de la base y se encuentra asociado a *D.*

bernesgae. En función de lo anterior y del resto de taxones identificados, SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA (2013), proponen una nueva hipótesis sobre las relaciones evolutivas de *Declinognathodus*, *Idiognathoides* y *Neognathodus* (Fig. 6.18). Concuerdan con NEMIROVSKAYA & NIGMADGANOV (1994) en que *Declinognathodus* habría evolucionado de *Gnathodus postbilineatus*. De este último, se habrían originado al mismo tiempo *D. berneseae* y *D. praenoduliferus*, a diferencia de lo propuesto por NEMYROVSKA *et al.* (2011). Las demás relaciones evolutivas propuestas por SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA (2013) difieren de las conocidas en la literatura. Así, *D. praenoduliferus* no habría dado lugar a *D. noduliferus* s.l., sino a *Declinognathodus lateralis*, por la presencia en su asociación de conodontos de formas intermedias entre estos dos taxones. A su vez, de *D. berneseae* se habrían originado *D. inaequalis* y *D. noduliferus*, por la presencia de formas intermedias, y también de forma directa pero posteriormente, *Declinognathodus japonicus* (IGO & KOIKE), por su similitud con *D. berneseae*, y no de *D. noduliferus* como sugieren HIGGINS (1975) y NEMIROVSKAYA

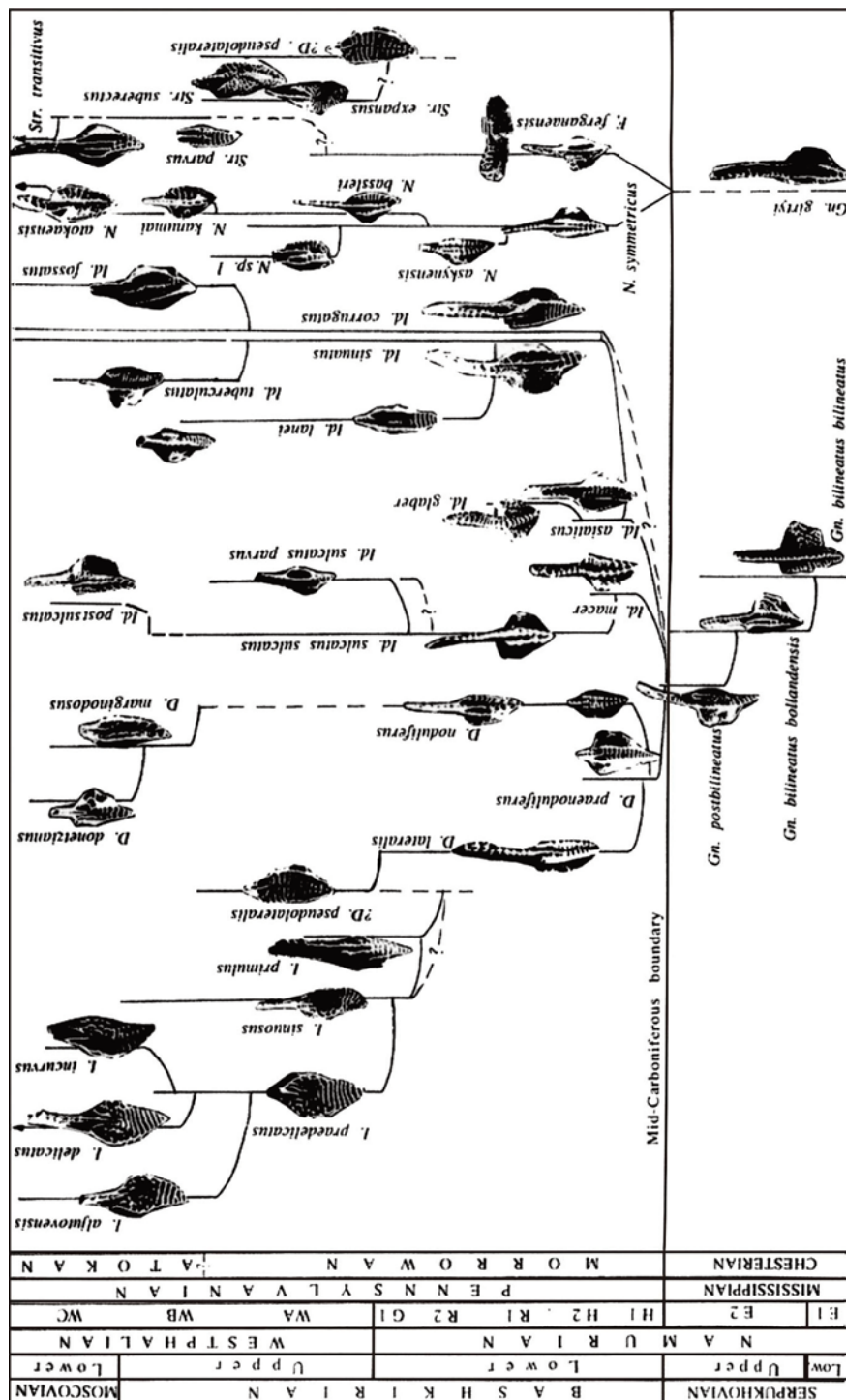


Figura 6.17.- Tendencias evolutivas de los conodontos del Bashkiriense según NEMIROVSKAYA & NIGMADGANOV (1994).

& NIGMADGANOV (1994). SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA (2013) sugieren que un cambio filogenético progresivo debió de ocurrir entre los dos taxones, *D. bernesage* y *D. japonicus*, en el Bashkiriense basal, y que la relación de *D. bernesgae* como un morfotipo temprano de *D. japonicus* aún debe aclararse. Para estos autores, *D. inaequalis* podría ser el posible ancestro de *Neognathodus*, por elongación del parapeto “externo” y de los surcos adcarenales como sugieren pequeños elementos P₁ de su material, al contrario que en otras hipótesis propuestas (GRAYSON *et al.*, 1990; NEMIROVSKAYA & NIGMADGANOV, 1994; NEMYROVSKA, 1999). Casi al mismo tiempo del ori-

gen de *D. noduliferus* s.l., *Idiognathoides macer* (WIRTH) y, un poco posteriormente, *Idiognathoides asiaticus* NIGMDAGANOV & NEMIROVSKAYA, también habrían podido evolucionar de *D. berneseae*, porque elementos adultos de *D. berneseae* presentan surcos transversales en gran parte de la plataforma, y porque los elementos más antiguos de *Id. asiaticus* descritos por NIGMDAGANOV & NEMIROVSKAYA (1992), presentan caracteres similares a los de *D. berneseae* según SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA (2013). Estos caracteres compartidos son el nódulo en la parte “externa” y “anterior” de la plataforma y un surco medial que puede ser hasta un tercio de la longitud de la plataforma.

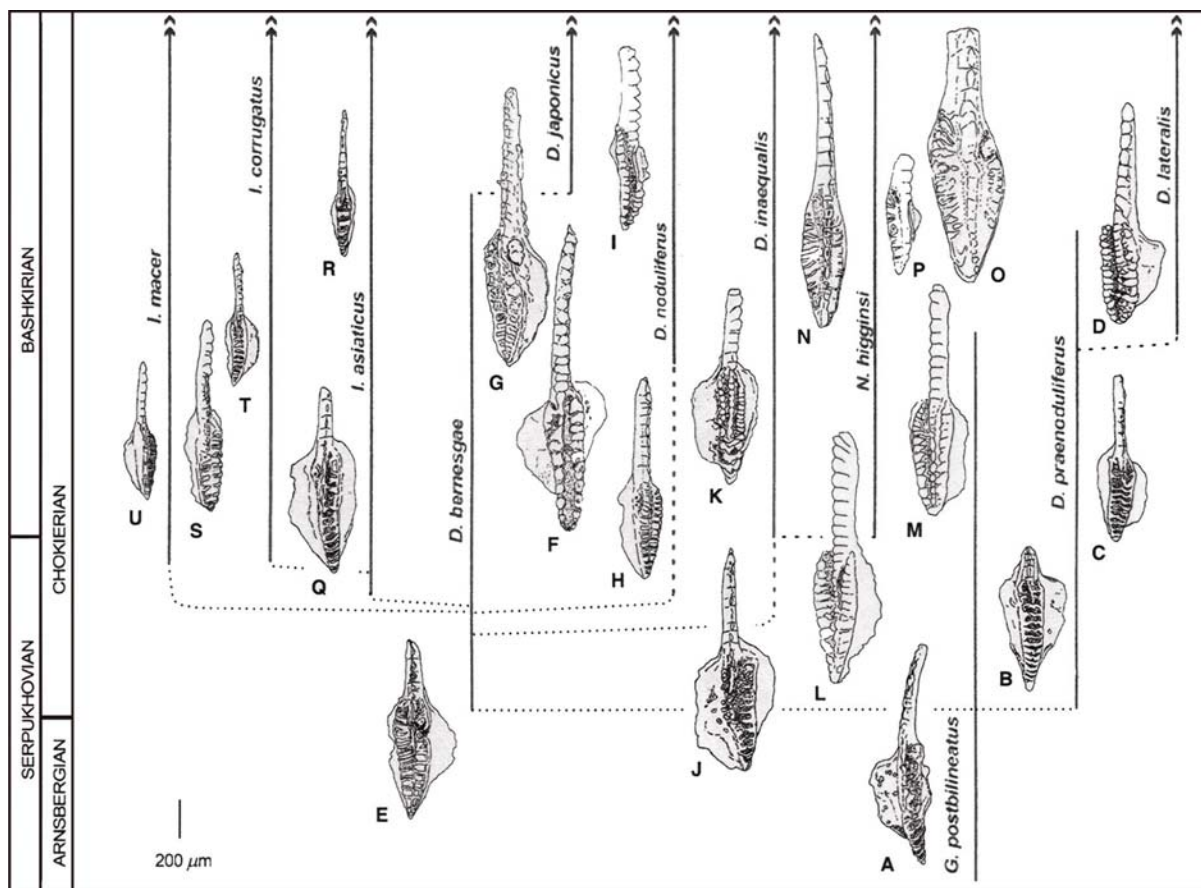


Figura 6.18.- Esquema filogenético para los primeros *Declinognathodus*, *Idiognathoides* y *Neognathodus* en el límite Misisípico-Pensilvánico en la Zona Cantábrica según SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA (2013). Las ilustraciones son dibujos realizados por los autores de los holotipos y elementos más representativos así: A.- *Gnathodus postbilineatus* NIGMADGANOV & NEMIROVSKAYA, 1992, holotipo (lám. 2, fig. 3); B y C.- *Declinognathodus praenoduliferus* NIGMADGANOV & NEMIROVSKAYA, 1992, holotipo y ejemplar (lám. 2, fig. 7; lám. 3, fig. 1); D.- *Declinognathodus lateralis* (HIGGINS & BOUCKAERT, 1968), holotipo (lám. 5, fig. 7); E.- *Declinognathodus berneseae* SANZ-LÓPEZ *et al.*, 2006, holotipo (lám. 1, fig. 10); F-G.- *Declinognathodus japonicus* (IGO & KOIKE, 1964) del Alportense en HIGGINS & BOUCKAERT (1968, lám. 4, fig. 1) y HIGGINS (1985, lám. 6.3, fig. 2), respectivamente; H.- *Declinognathodus cf. noduliferus* (= *D. noduliferus sensu lato* en NIGMADGANOV & NEMIROVSKAYA, 1992, lám. 3, fig. 4); I.- *Declinognathodus noduliferus* (ELLISON & GRAVES, 1941), holotipo (lám. 3, fig. 4), J.- *Declinognathodus cf. inaequalis* (HIGGINS, 1975) (= *D. noduliferus sensu lato* en NIGMADGANOV & NEMIROVSKAYA, 1992, lám. 3, fig. 5); K.- *Declinognathodus inaequalis* (HIGGINS, 1975), holotipo, (lám. 12, fig. 2); L-P.- *Neognathodus higginsii* GRAYSON *et al.*, 1985: L-M.- “*Neognathodus bassleri*” (HARRIS & HOLLINGSWORTH) en HIGGINS (1975, lám. 12, figs. 8, 10), N. “*Gnathodus*” (= *Neognathodus*) *higginsii* GRAYSON DAVIDSON, WESTERGAARD, ATCHLEY, HIGHTOWER, MONAGHAN & POLLARD (1985, lám. 2, fig. 11), O-P.- “*Gnathodus spp.*” GRAYSON, DAVIDSON, WESTERGAARD, ATCHLEY, HIGHTOWER, MONAGHAN & POLLARD (1985, lám. 2, figs. 2, 17); Q-R.- *Idiognathoides asiaticus* NIGMADGANOV & NEMIROVSKAYA, 1992, elemento con un nódulo rostral y holotipo, respectivamente (lám. 4, figs. 8, 13); S-T.- *Idiognathoides corrugatus* (HARRIS & HOLLINGSWORTH, 1933): S.- *Idiognathoides sinuatus* HARRIS & HOLLINGSWORTH, 1933 en NIGMADGANOV & NEMIROVSKAYA, 1992, lám. 5, fig. 4), T.- *Idiognathoides corrugatus* en NIGMADGANOV & NEMIROVSKAYA (1992, lám. 5, fig. 7); U.- *Idiognathoides macer* (WIRTH, 1967) (= *Idiognathoides sulcatus* HIGGINS & BOUCKAERT, 1968 en NIGMADGANOV & NEMIROVSKAYA, 1992; lám. 5, fig. 1). Tomado de SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA (2013).

Género *Declinognathodus* DUNN, 1966

Especie tipo: *Cavusgnathus nodulifera* ELLISON & GRAVES, 1941

1941 *Cavusgnathus* ELLISON & GRAVES, p. 4.
1960 *Streptognathodus* CLARKE, p. 29.
1966 *Declinognathodus* DUNN, p. 1300.
1968 *Idiognathoides* IGO & KOIKE, pp. 28, 29.

1975 *Idiognathoides* HIGGINS, pp. 51, 52.

1990 “*Declinognathodus*” GRAYSON, MERRILL & LAMBERT, p. 362.

Diagnosis según HIGGINS (1975) y GRAYSON *et al.* (1990)

Aparato septimembrado constituido por elementos P₁ carminiescafados, simétricamente emparejados, con

una carena que se desvía en el primer tercio o primera mitad de la plataforma, para dirigirse al margen “externo” de ésta y con un parapeto “externo” corto, a veces formado por un único nódulo en la parte “anterior” de la plataforma “externa” y un parapeto “interno” alargado que alcanza el extremo “posterior” de la plataforma. El resto del aparato está formado por elementos P_2 angulados de tipo ozarkodiniforme, más arqueados que en *Gnathodus bilineatus* (GRAYSON *et al.* 1990) (*Ozarkodina delicatula* s.f. STAUFFER & PLUMMER), elementos M dolobrados (*Synprioniodina microdenta* s.f. ELLISON), elementos S_0 alados de tipo hibbardeliforme (*Hibbardella acuta* s.f. MURRAY & CHRONIC), y elementos S bipennados de tipo hindeodeliformes [S_1 *Hindeodella uncatata* s.f. (HASS), S_2 *Hindeodella simplex* s.f. (HIGGINS & BOUCKAERT) y $S_{3/4}$ *Hindeodella ibergensis* s.f. BISCHOFF]. Los elementos M y S son vicariantes con *Gnathodus*, *Idiognathodus* e *Idiognathoides*.

Discusión

ELLISON & GRAVES (1941) designaron como *Cavusgnathus nodulifera* a unos ejemplares provenientes de la Caliza Dimple de Texas, de edad Pensilvánico inferior, que se caracterizaban por la unión parcial de la carena con el parapeto “externo”, como señala HIGGINS (1975). Ejemplares con estas características eran incluidos por otros autores como CLARKE (1960) dentro del género *Streptognathodus*. Basándose en las mismas características que señalaron ELLISON & GRAVES (1941), junto con un parapeto formado exclusivamente por uno o pocos nódulos, DUNN (1966) define el género *Declinognathodus*. En 1968, HIGGINS & BOUCKAERT describen unos ejemplares del Namuriense de Bélgica que se caracterizan por un surco longitudinal en posición central y una carena también central que se curva ligeramente hacia la parte “externa” de la plataforma y a los que nombran *Streptognathodus lateralis*. DUNN (1970) incluye a los ejemplares de *Streptognathodus lateralis* dentro del género *Declinognathodus* por presentar una carena que, aunque ligeramente, se curva hacia la parte “externa” del elemento, ampliando así el concepto de *Declinognathodus*. Este autor estableció el rango de *Declinognathodus noduliferus* (ELLISON & GRAVES) como Morrowense inferior y medio. En Europa, HIGGINS & BOUCKAERT (1968) registraron el rango de *Gnathodus noduliferus* (ELLISON & GRAVES) como ellos lo denominaron, desde el Chokieriense hasta el Kinderhookiense inferior de Bélgica.

En Japón, KOIKE (1967) se refirió inicialmente a *D. noduliferus* como *Gnathodus nodulifera*, pero en IGO & KOIKE (1968) aparece mencionado como *Idiognathoides nodulifera* (ELLISON & GRAVES). KOIKE (1967) señaló que el rango estratigráfico de la especie era Misisípico tardío a Pensilvánico temprano (Morrowense superior).

HIGGINS (1975) incluyó a *Declinognathodus noduliferus* dentro del género *Idiognathoides* y a *Declinog-*

nathodus lateralis dentro de *Streptognathodus*. Dentro de la especie *Idiognathoides noduliferus* (ELLISON & GRAVES) distinguió tres subespecies en función del grado de reducción del parapeto “externo” por la curvatura de la carena, estableciendo una tendencia para la determinación de las tres subespecies del grupo. *Idiognathoides noduliferus inaequalis* HIGGINS, es una subespecie nueva definida por el autor que se caracteriza por un parapeto “externo” lo suficiente bien desarrollado que se puede extender casi hasta el extremo “posterior” de la plataforma, en tanto que la carena se inclina ligeramente hacia el parapeto “externo”. *Idiognathoides noduliferus noduliferus* (ELLISON & GRAVES) se reconoce por la presencia de un parapeto “externo” reducido a 3 nódulos y por la carena que se encuentra marcadamente curvada hacia la plataforma “externa”; por último, *Idiognathoides noduliferus japonicus* (IGO & KOIKE) en el que el parapeto “externo” se reduce a uno o dos nódulos, frecuentemente sin curvatura de la carena. *Idiognathoides noduliferus inaequalis* se registra en el intervalo Chokieriense-Kinderhookiense, al igual que *Id. n. noduliferus*, pero este último es más abundante en el Kinderhookiense. *Idiognathoides noduliferus japonicus* alcanzaría el Marsdeniense, cuando se registra su mayor abundancia (HIGGINS, 1975). En 1985, HIGGINS, cambió la afiliación genérica de estas morfologías e incluyó estos especímenes dentro de *Declinognathodus*.

GRAYSON *et al.* (1990) opinaban que *Declinognathodus lateralis* se encontraba dentro del rango de variabilidad morfológica de *D. noduliferus* reconociendo sólo dos especies dentro del género *Declinognathodus*, *D. noduliferus*, en el que incluían a *D. lateralis*, y *D. marginodosus* (GRAYSON), originalmente atribuida a *Idiognathoides*. SKOMPSKI (1996) señala que la hipótesis de GRAYSON *et al.* (1990) se basa en ilustraciones de AUSTIN (1972), el cual reconoció una serie de transición morfológica completa de *Idiognathoides noduliferus-Streptognathodus lateralis*. Para SKOMPSKI (1996) una de las mejores ilustraciones de esta serie de transición (AUSTIN, 1972, Lám. 1, figuras 1-9 y 11-59) proviene de la Zona de ammonioideos de *Homoceras*, que se correspondería con el estado inicial de especiación del género, mientras que en niveles más modernos, como los correspondientes a la Zona de ammonioideos de *Reticuloceras*, las especies y subespecies se distinguen perfectamente y en ella *D. n. inaequalis* se extingue antes que las demás, por lo que SKOMPSKI (1996) siguió a HIGGINS (1975, 1985), en la forma de determinación de especies y subespecies.

Desde la clasificación propuesta por HIGGINS (1975) se han distinguido nuevas especies dentro de *Declinognathodus* además de *D. noduliferus*, *D. lateralis* y *D. marginodosus*. Así, NEMIROVSKAYA (1990), a partir de material de la Cuenca del Donets, definió la especie *D. donetzianus* que se extendería en esta cuenca desde el Bashkiriense superior hasta el Moscoviense inferior. NIGMADGANOV & NEMIROVSKAYA (1992) asignan nuevas formas obtenidas de la sección de Aksu, a la especie

D. praeonoduliferus que se caracteriza por una plataforma cubierta de crestas transversales, sin surco medial y con una carena corta, casi recta o ligeramente curvada, y que se registra en el Bashkiriense más temprano. NEMYROVSKA (1999) asigna al género *Declinognathodus*, aunque con dudas, especímenes recuperados en la Cuenca del Donets, a *Declinognathodus? pseudolateralis* NEMYROVSKA con rango estratigráfico del Bashkiriense superior al Moscoviense inferior y que aunque es similar a *D. lateralis*, se diferencia en una parte “anterior” de la plataforma más estrecha, por presentar el parapeto “externo” un margen “interno” más alto a lo largo de su longitud y por sus perfiles lateral y oral, arqueado y curvado respectivamente.

MIZUNO (1997) estudió las asociaciones de conodontos de la Caliza Hina (SO de Japón) reconociendo hasta 6 zonas de conodontos que abarcan el Viseense superior hasta el Bashkiriense, así como el límite Misisípico-Pensilvánico. En las asociaciones de conodontos registró las tres subespecies de *Declinognathodus noduliferus* descritas por HIGGINS (1975), *inaequalis*, *noduliferus* y *japonicus*. Para MIZUNO (1997) en la Caliza Hina, estos taxones se registran estratigráficamente de forma sucesiva y en el orden mencionado, de hecho dos de las zonas definidas por este autor se basan en el primer registro de *D. inaequalis* (Zona de *D. inaequalis*- *G. bilineatus* y de *D. noduliferus* (Zona de *D. noduliferus*). Este hecho junto con unas características morfológicas bien definidas que permiten diferenciar las tres subespecies de forma precisa le llevaron a considerar que deberían ser tratadas como especies más que subespecies, reconociendo así en su trabajo las especies, *D. inaequalis*, *D. noduliferus* y *D. japonicus*. De hecho, HIGGINS (1985) indica que *D. n. inaequalis* se registra antes que *D. n. noduliferus*. Por último, SANZ-LÓPEZ *et al.* (2006) y SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA (2013) coinciden con MIZUNO (1997) en considerar las subespecies de *D. noduliferus* como especies.

SANZ-LÓPEZ *et al.* (2006) definieron la subespecie *D. n. bernesgae* en la sección de Millaró (Zona Cantábrica). Ésta se caracteriza por una carena curvada hacia la parte “externa” de la plataforma, por un nódulo, o menos frecuentemente dos, en la parte “anterior” y “externa” de la plataforma y por hasta 4 crestas transversales a la parte “posterior” de la plataforma, que precipitan el final de la carena media. Posteriormente, esta subespecie fue elevada al rango de especie por NEMYROVSKA *et al.* (2011) que registra la especie *D. bernesgae* SANZ-LÓPEZ *et al.* (2006) en La Lastra. Además, como se ha mencionado anteriormente, SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA (2013) propusieron que *D. bernesgae* sería el ancestro de *D. inaequalis* (en el Bashkiriense basal) y de *D. noduliferus* y *D. japonicus* (en un momento más avanzado del Bashkiriense inferior), aunque indican que *D. japonicus* podría ser un sinónimo senior de *D. bernesgae* y que sería necesario un estudio de su variación a lo largo del Bashkiriense.

Declinognathodus inaequalis (HIGGINS, 1975)

(Elemento P₁)

Lámina 6, Figuras 2-6

- *1975 *Idiognathoides noduliferus inaequalis* subsp. nov. HIGGINS, p. 53, Lám. 12, fig. 1-7, 12; Lám. 14, figs. 11-13; Lám. 15, figs. 10, 14.
- 1980 *Idiognathoides noduliferus inaequalis* HIGGINS; METCALFE, p. 306, Lám. 38, figs. 10-12, 15.
- 1981 *Declinognathodus noduliferus inaequalis* (HIGGINS); MÉNDEZ & MENÉNDEZ-ÁLVAREZ, Fig. 3.1.
- 1983a *Idiognathoides noduliferus inaequalis* HIGGINS; METCALFE, Lám. 2, fig. 8. [cop. METCALFE (1980)]
- 1983b *Idiognathoides noduliferus inaequalis* HIGGINS; METCALFE, p. 32, Lám. 1, figs. 1-6; Lám. 2, figs. 1-5.
- 1985 *Declinognathodus noduliferus inaequalis* HIGGINS; HIGGINS, p. 220, Lám. 6.2, figs. 11, 12, 14; Lám. 6.3, figs. 1, 4.
- p.1985 *Declinognathodus noduliferus* (ELLISON & GRAVES); GRAYSON, DAVIDSON, WESTERGAARD, ATCHLEY, HIGHTOWER, MONAGHAN & POLLARD, pp. 163-165, Lám. 1, figs. 1, 5, 10 [sólo].
- ?1987 *Declinognathodus noduliferus* (ELLISON & GRAVES); GRAYSON, MERRILL & MILLER, Lám. 3, figs. 2, 15.
- 1990 “*Declinognathodus*” *noduliferus* (ELLISON & GRAVES); GRAYSON, MERRILL & LAMBERT, p. 363, Lám. 1, fig. 22 [sólo].
- 1991 *Declinognathodus noduliferus inaequalis* (HIGGINS); MENÉNDEZ-ÁLVAREZ, pp. 203-205, Lám. 29, figs. 1-2.
- 1992 *Declinognathodus inaequalis* (HIGGINS); KULAGINA, RUMYANTSEVA, PAZUKHIN, & KOCHETOVA, Lám. XXX, figs. 5, 6, 11.
- 1992 *Declinognathodus noduliferus* s.l. (ELLISON & GRAVES); NIGMADGANOV & NEMIROVSKAYA, Lám. 3, figs. 5, 8 [sólo].
- p.1993 *Declinognathodus noduliferus* (ELLISON & GRAVES); PERRET, p. 341, Lám. C XI, figs. 16, 21 [sólo].
- 1994 *Declinognathodus inaequalis* (HIGGINS); VARKER, p. 308, Lám. 4, figs. 1, 2.
- 1996 *Declinognathodus noduliferus inaequalis* (HIGGINS); SKOMPSKI, pp. 196-197, Lám. 8, figs. 14, 15.
- 1996 *Declinognathodus noduliferus inaequalis* (HIGGINS); SOBOLEV & NAKREM, p. 47, Lám. 1, fig. F.
- 1997 *Declinognathodus inaequalis* (HIGGINS); MIZUNO, pp. 248, 249, Figs. 12.1-12.5.
- p.1999 *Declinognathodus noduliferus* s.l. (ELLISON & GRAVES); NEMYROVSKA, pp. 55, 56, Lám. 1, figs. 7, 9, 12 [sólo].
- 2001 *Declinognathodus inaequalis* (HIGGINS); KULAGINA, PAZUKHIN, KOCHETOVA, SINTSYNA & KOCHETOVA, Lám. 6, figs. 6, 7; Lám. 7, figs. 4-8.
- 2003 *Declinognathodus inaequalis* (HIGGINS); WANG & QI, Lám. 2, fig. 4.
- 2006 *Declinognathodus inaequalis* (HIGGINS); SANZ-LÓPEZ, BLANCO-FERRERA, GARCÍA-LÓPEZ & SÁNCHEZ DE POSADA, Lám. 1, figs. 1, 2.
- 2009 *Declinognathodus inaequalis* (HIGGINS); NIKOLAEVA, KULAGINA, PAZUKHIN, KOCHETOVA & KONOVALOVA, Lám. 3, fig. 12.
- 2011 *Declinognathodus noduliferus inaequalis* (HIGGINS); NEMYROVSKA, WAGNER, WINKLER PRINS & MONTAÑEZ, pp. 151-153, Lám. 4, figs. 7, 8, 12-14, 19, 24.
- 2013 *Declinognathodus inaequalis* (HIGGINS); SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA, pp. 15, 16, figs. 5G, O, 6K.

Material <i>Declinognathodus inaequalis</i>		
Capa	Sinestrales	Dextrales
ID2/8-2	1	4
ID2/8-3	1	1
Pc2358	1	

Descripción

Elemento pectiniforme carminiescajado formado por una lámina libre en posición media respecto a una plataforma triangular alargada. En vista “oral” la lámina libre tiene la misma longitud o es ligeramente mayor que la plataforma. Presenta al menos 8 denticulos discretos en sus ápices, triangulares y comprimidos “lateralmente”. La lámina libre se continúa en la plataforma en forma de carena.

La carena ocupa una posición central en la parte “anterior” de la plataforma para a continuación desviarse y dirigirse hacia el lado “lateral externo” de la misma hacia la mitad alcanzando el extremo “posterior” de ésta. Está constituida por una serie de nódulos discretos que en su parte “anterior” pueden encontrarse fusionados formando una cresta. Debido a la morfología ligeramente sinuosa de la carena y a la curvatura “interna” general de la plataforma, la carena delimita los parapetos “interno” y “externo”.

El parapeto “externo” se encuentra poco desarrollado y es más corto que el “interno”. Está formado por hasta 4 nódulos discretos, que pueden encontrarse ligeramente fusionados, longitudinales y paralelos al margen “externo” que es ligeramente convexo. Generalmente se termina hacia la mitad de la carena, donde se aproxima al margen “externo” de la plataforma. A partir de ahí, el parapeto “externo” puede estar formado por uno o unos pocos nódulos aislados o fusionados a los de la carena, pero nunca alcanza el extremo “posterior” de la plataforma, aunque comienza a la misma altura que el parapeto “interno”. Entre el parapeto “externo” y la carena se desarrolla un surco adcarenal. El margen del parapeto está bien definido.

El parapeto “interno”, también en vista “oral”, es mucho más largo que el “externo”, es longitudinal y alcanza el extremo “posterior” de la plataforma. Como ornamentación presenta una serie de crestas y surcos bien desarrollados, transversales a la carena. Las crestas del parapeto, hacia el extremo “posterior” del margen “interno” pueden convertirse en nódulos discretos que suelen encontrarse fusionados con los de la carena, formando una serie de crestas y surcos en la parte “posterior” de la plataforma. Este parapeto también se encuentra separado de la carena por un surco adcarenal, más profundo “anteriormente”, y “posteriormente” puede desaparecer al ser atravesado por las crestas y surcos provocados por la fusión de los nódulos del parapeto y la carena. El margen “anterior” del parapeto está bien definido, aunque “pos-

teriormente” puede ser más crenulado debido a la ornamentación en nódulos. El margen es sinuoso, primero convexo en la parte “anterior” para, hacia su parte media, volverse ligeramente cóncavo. La máxima anchura del parapeto se encuentra “anteriormente”.

La cavidad basal en vista “aboral” es amplia y se desarrolla a lo largo de toda la plataforma. Su parte “interna” es más bien longitudinal y estrecha, de tipo subrectangular, y su parte “externa” es subovalada, comienza ligeramente más hacia la parte “posterior” que la “interna” pero se extiende por la plataforma hacia el extremo “posterior”. En vista “oral” se aprecian las expansiones “laterales” de la cavidad basal, la “interna” se observa fundamentalmente en la parte “anterior” replicando la morfología de esta parte del parapeto “interno”, pero no es visible ni en la parte media ni “posteriormente”. En cambio, la expansión “lateral externa” de la cavidad basal se encuentra más desarrollada y puede observarse desde la parte “anterior” del margen del parapeto “externo”, en su unión con la lámina libre, hasta un poco antes de alcanzar el extremo “posterior” de la plataforma. Su morfología, también en esta vista es subovalada. En vista “aboral”, un surco se extiende por el centro de la cavidad basal hacia su extremo “posterior” y por el margen “basal” de la lámina libre, donde se vuelve más estrecho.

Discusión

Las principales diferencias entre *D. inaequalis* y *D. noduliferus* (ELLISON & GRAVES) se centran en la carena y el parapeto “externo”. En *D. inaequalis* la carena se desvía ligeramente y de forma progresiva hacia el margen “externo” del parapeto “externo”, mientras que en *D. noduliferus* lo hace bruscamente en el primer tercio de la plataforma. El parapeto “externo” de *D. inaequalis* está constituido, antes de la aproximación de la carena, por hasta 4 nódulos que pueden encontrarse ligeramente fusionados, y “posteriormente” a donde se acerca la carena, por otros pocos nódulos discretos, mientras que en *D. noduliferus*, está restringido a 3 nódulos o menos y éstos son discretos. Como primero indica MIZUNO (1997) y posteriormente señalan SANZ-LÓPEZ *et al.* (2006) y SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA (2013), las características morfológicas de las tres subespecies de *D. noduliferus* determinadas así por HIGGINS (1975) (*D. n. inaequalis*, *D. n. noduliferus* y *D. n. japonicus*) son lo suficientemente distintivas como para permitir una determinación clara de las tres subespecies, por lo que coincidimos con estos autores en que deberían ser tratadas como especies.

Declinognathodus inaequalis (HIGGINS) se diferencia de *G. girtyi girtyi* HASS en que (i) la plataforma es más estrecha y alargada, no tan triangular como en *G. girtyi girtyi*; (ii) su parapeto “interno” no se desarrolla ni expande tanto “anteriormente” como en *G. girtyi girtyi*; (iii) su parapeto “externo” comienza a la misma altura que el parapeto “interno” pero no alcanza el ex-

tremo “posterior” de la plataforma; y (iv) la carena se desvía y dirige hacia el margen “externo”, mientras que en *G. girtyi girtyi* la carena permanece en una posición central en la plataforma.

D. inaequalis se diferencia de *G. girtyi simplex* DUNN en que su parapeto “interno” y plataforma “interna” se encuentran menos desarrollados y expandidos que en *G. girtyi simplex* y en que presenta un parapeto “externo” mejor desarrollado que *G. girtyi simplex*, el cual está reducido a uno o dos nódulos.

Género *Idiognathoides* HARRIS & HOLLINGSWORTH, 1933

Especie tipo: *Idiognathoides sinuata* HARRIS & HOLLINGSWORTH, por designación original.

1933 *Idiognathoides* HARRIS & HOLLINGSWORTH, p. 201.

1933 *Polygnathodella* HARLTON, p. 15.

1941 *Polygnathodella* ELLISON & GRAVES, p. 8.

1960 *Polygnathodella* CLARKE, p. 28.

1968 *Idiognathoides* HIGGINS & BOUCKAERT, p. 38.

1999 *Idiognathoides*, NEMYROVSKA, p. 67.

Diagnosis según NEMYROVSKA (1999), GRAYSON *et al.* (1990)

Aparato septimembrado constituido por elementos P_1 carminiescafados, que se identifican por la unión de la lámina libre con el parapeto “externo” de la plataforma que se extiende hasta el extremo “posterior” de la misma. Los parapetos pueden ser en forma de cresta o nodulares y se encuentran separados por un surco en posición central que tiene una longitud variable. El resto del aparato está formado por elementos P_2 angulados de tipo ozarkodiniformes, más arqueados que los de *Gnathodus bilineatus* según GRAYSON *et al.* (1990) (*Ozarkodina delicatula* s.f. STAUFFER & PLUMMER), elementos M dolobrados (*Synprioniodina microdenta* s.f. ELLISON), elementos S_0 alados de tipo hibbardélido (*Hibbardella acuta* s.f. MURRAY & CHRONIC), y elementos S bipennados de tipo hindeodeliformes [S_1 *Hindeodella uncata* s.f. (HASS), S_2 *Hindeodella simplex* s.f. (HIGGINS & BOUCKAERT) y $S_{3/4}$ *Hindeodella ibergensis* s.f. BISCHOFF]. Los elementos M y S son vicariantes con *Gnathodus*, *Declinognathodus* e *Idiognathodus*.

Discusión

Idiognathoides se diferencia de *Gnathodus* en la unión lateral de la lámina libre con la plataforma a través del parapeto “externo”, en lugar de la unión central que se observa en *Gnathodus*.

HIGGINS (1975) distingue varias formas de *Idiognathoides* entre las que se incluyen: las dos subespecies de *Id. sulcatus* (*Id. sulcatus sulcatus* HIGGINS & BOUCKAERT e *Id. sulcatus parvus* HIGGINS & BOUCKAERT), *Id.*

macer (WIRTH), muy similar a *Id. sulcatus* y que se diferencia de *Id. sulcatus* por una parte “anterior” del parapeto “interno” expandido y con numerosas crestas, *Id. sinuatus*, *Id. noduliferus* y sus tres subespecies que el mismo autor en 1985 incluyó dentro del género *Declinognathodus*, e *Id. minutus* (este último posteriormente se incluiría dentro del género *Rhachistognathus* DUNN).

Como señala SKOMPSKI (1996), en las sucesiones europeas se han registrado al menos 6 especies, *Idiognathoides sinuatus* HARRIS & HOLLINGSWORTH, *Id. corrugatus* HARRIS & HOLLINGSWORTH, *Id. attenuatus* (HARRIS & HOLLINGSWORTH), *Id. sulcatus* HIGGINS & BOUCKAERT, *Id. tuberculatus* NEMYROVSKAYA e *Id. lanei* NEMYROVSKAYA (aparte de las especies de *Idiognathoides* que se incluyeron dentro del género *Declinognathodus*). Señala que algunas de estas especies deberían fusionarse, como es el caso de *Id. sinuatus* e *Id. corrugatus*, ya que muchas de ellas están constituidas únicamente por formas sinestrales o dextrales, por lo que éstas deberían estar emparejadas en el aparato conodontal de una especie determinada. LANE (1967, 1968) introdujo una nueva clase de simetría, la Clase IIIb basándose en estas morfologías. Para LANE (1968), LANE & STRAKA (1974) y SKOMPSKI (1996), *Id. sinuatus* estaría formado por una pareja asimétrica de elementos P_1 , donde los elementos discretos conocidos como *Id. sinuatus* ocuparían la posición sinestral, mientras que la dextral estaría ocupada por especímenes del elemento discreto *Id. corrugatus*.

GRAYSON *et al.* (1990) sugirieron la inclusión de la mayoría de las especies de *Idiognathoides* mencionadas anteriormente, menos *Id. sulcatus*, dentro del rango de variación morfológica de *Id. sinuatus*. SKOMPSKI (1996) indica que en el estudio anterior se omiten los rangos estratigráficos de los taxones y que, como además establecen HIGGINS & BOUCKAERT (1968), HIGGINS (1975, 1985), NEMYROVSKAYA (1978) y posteriormente NEMYROVSKA (1999), *Ids. tuberculatus*, *Ids. lanei* e *Ids. attenuatus* habrían tenido una primer registro más tardío que *Id. sinuatus* o *Id. sulcatus*.

NIGMADGANOV & NEMYROVSKAYA (1992) definen una nueva especie de *Idiognathoides*, *Id. asiaticus*, a partir de material del Bashkiriense inferior de Tien Shan en la que se reconocen tanto forma sinestrales como dextrales del elemento P_1 y que se caracteriza por una plataforma alargada y estrecha cubierta por crestas transversales bien desarrolladas y espaciadas y con un surco (sulcus) pequeño en la parte “anterior” de la plataforma.

NEMYROVSKA (1999) también considera que la especie *Idiognathoides sinuatus* estaría compuesta por elementos de *Id. sinuatus* en posición sinestral e *Id. corrugatus* en posición dextral. Aún así, sigue manteniendo como taxones diferenciados, especies constituidas únicamente por un tipo de forma, como *Idiognathoides lanei* (únicamente compuesta por for-

mas sinestrales) o *Idiognathoides fossatus* (formas dextrales). Reconoce a su vez las dos especies de *Id. sulcatus* definidas por HIGGINS & BOUCKAERT (1968), *Idiognathoides sulcatus parvus* e *Idiognathoides sulcatus sulcatus*, que se caracterizan por parapetos nodulosos y presentan tanto formas sinestrales como dextrales. Asimismo, define una nueva especie, *Idiognathoides postsulcatus* que habría derivado de *Id. sulcatus*, que se caracteriza por los márgenes convexos muy asimétricos de la plataforma, parapetos más elongados y de igual longitud (esto último lo diferencia respecto a *Id. s. parvus*) y por un surco somero y alargado entre los parapetos, lo que lo diferencia de las subespecies de *Id. sulcatus*.

Idiognathoides también se encuentra representado en las asociaciones de conodontos de la Formación Iraty del Macizo Alduides-Quinto del Real (Pirineos, SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA, 2012) donde los autores reconocen la especie *Id. attenuatus*, formada por elementos dextrales, sugiriendo que *Id. sinuatus* s.f. ocuparía la posición sinistral e *Id. corrugatus* la dextral. Proponen que la especie *Idiognathoides macer* (WIRTH) estaría compuesta por dos morfotipos, el morfotipo “*Idiognathoides macer* (WIRTH)” sería el de los elementos de tamaño pequeño y medio, mientras que los elementos de mayor tamaño pertenecerían al morfotipo de “*Id. sulcatus* HIGGINS & BOUCKAERT”, presentando ambos morfotipos formas dextrales y sinestrales. Aunque muchos autores, como los mencionados anteriormente, asocian el elemento P₁ sinistral de *Idiognathoides sinuatus* con el P₁ dextral de *Id. corrugatus*, a partir de la propuesta de LANE & STRAKA (1974), SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA (2012a) ponen en duda esta asociación. Para estos últimos, el holotipo de *Id. sinuatus* se halla en las mismas capas en las que se encuentra el lectotipo de *Ids. corrugatus* y de *Ids. attenuatus*. Señalan además, que la morfología de *Id. sinuatus* (con un surco longitudinal central largo y profundo y las crestas transversales) podría asociarse también con los elementos dextrales asignados a *Idiognathoides convexus*. Por ello, consideran en su estudio a *Ids. sinuatus* como *nomen dubium* y lo refieren como “(DE) *Ids. sinuatus*” (DE=“discrete element”), y consideran que estos elementos sinestrales no pueden asignarse con claridad a una forma dextral específica.

Idiognathoides sulcatus sulcatus? HIGGINS & BOUCKAERT, 1968

(Elemento P₁)

Lámina 6, Figuras 7, 8

- ?*1968 *Idiognathoides sulcata* sp. nov. HIGGINS & BOUCKAERT; p. 41, Lám. 4, figs. 6, 7.
 ?1975 *Idiognathoides sulcatus sulcatus* HIGGINS & BOUCKAERT; HIGGINS, p. 56, Lám. 13, figs. 11, 12, 16; Lám. 15, fig. 15.
 ?1981 *Idiognathoides sulcatus sulcatus* HIGGINS & BOUCKAERT; MÉNDEZ & MENÉNDEZ-ÁLVAREZ, Fig. 3.7.
 ?1985 *Idiognathoides sulcatus sulcatus* (HIGGINS & BOUCKAERT); HIGGINS, p. 222, Lám. 6.3, fig. 6.

- ?1991 *Idiognathoides sulcatus* HIGGINS & BOUCKAERT; MENÉNDEZ-ÁLVAREZ, pp. 217, 218, Lám. 32, figs. 1-5, 8.
 ?non1992 *Idiognathoides sulcatus sulcatus* HIGGINS & BOUCKAERT; KULAGINA, RUMYANTSEVA, PAZUKHIN, & KOCHETOVA, Lám. XXXI, figs. 12, 13.
 ?1992 *Idiognathoides sulcatus* HIGGINS & BOUCKAERT; NIGMADGANOV & NEMIROVSKAYA, Lám. 5, figs. 1-3.
 ?1993 *Idiognathoides sulcatus sulcatus* HIGGINS & BOUCKAERT; PERRET, p. 345, Lám. CIX, figs. 25, 29-33.
 ?1994 *Idiognathoides sulcatus* HIGGINS & BOUCKAERT; NEMIROVSKAYA & NIGMADGANOV, Fig. 7.
 ?1996 *Idiognathoides sulcatus* (HIGGINS & BOUCKAERT); SKOMPSKI, p. 206, Lám. 9, fig. 8.
 ?1996 *Idiognathoides sulcatus* HIGGINS & BOUCKAERT; SOBOLEV & NAKREM, p. 58, Lám. 1, fig. B.
 ?1999 *Idiognathoides sulcatus sulcatus* HIGGINS & BOUCKAERT; NEMYROVSKA, pp. 72, 73, Lám. 3, figs. 1, 5, 7, 12, 15, 17.
 2001 *Idiognathoides sulcatus sulcatus* HIGGINS & BOUCKAERT; KULAGINA, PAZUKHIN, KOCHETOVA, SINTSYNA & KOCHETOVA, Lám. 9, fig. 4.
 ?2003 *Idiognathoides sulcatus sulcatus* HIGGINS & BOUCKAERT; WANG & QI, Lám. 1, fig. 3.
 ?2011 *Idiognathoides sulcatus sulcatus* HIGGINS & BOUCKAERT; NEMYROVSKA, WAGNER, WINKLER PRINS & MONTAÑEZ, pp. 160, 161, Lám. 3, figs. 2, 6.
 ?2012 *Idiognathoides macer* (WIRTH); SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA, pp. 405-406, Lám. 5, figs. 9, 18, 19, 21-24 (morfotipo “*Idiognathoides sulcatus*” HIGGINS & BOUCKAERT).

Material <i>Idiognathoides sulcatus sulcatus</i>		
Capa	Sinestrales	Dextrales
Capa U	1	1

Descripción

Elemento pectiniforme carminiescafado formado por una lámina libre alargada y una plataforma triangular. En el ejemplar Capa U/2 (Lám. 6, Fig. 8) se observa que la lámina libre ésta fracturada, pero al ser las fracturas discontinuas no han terminado por separarse los fragmentos. La lámina libre encuentra comprimida “lateralmente” y, en vista “lateral”, se observan unos denticulos triangulares y sección subovalada, también comprimidos “lateralmente”. En vista “oral”, la unión de la lámina libre es de tipo lateral, uniéndose con el parapeto “externo”. El parapeto “interno” comienza más “anteriormente” que el “externo”, alcanzando ambos el extremo “posterior” del elemento que es agudo. El parapeto “interno” es recto mientras que el “externo” es ligeramente convexo, ambos son de la misma altura y parecen nodulares.

Entre ambos parapetos se observa un surco no muy profundo que se extiende hasta casi el extremo “posterior” del elemento. En la parte “posterior” de la plataforma pueden observarse una a dos crestas transversales a la plataforma que no están muy desarrolladas.

En vista “oral” se observa la expansión “externa” de la cavidad basal de tipo semicircular. La cavidad basal,

en vista “aboral”, es amplia de tipo triangular y con un surco longitudinal que se extiende por el margen “basal” de la lámina libre.

Discusión

Por el tipo de unión de la lámina libre con el parapeto “externo” los ejemplares se pueden asignar sin dudas al género *Idiognathoides*. Además, presentan dos parapetos rectos, nodulares y de igual altura, lo que lo diferencia de *Idiognathoides sinuatus* y permite identificarlos como *Id. sulcatus*. Se diferencian de la subespecie *Id. sulcatus parvus*, en que el parapeto “interno” es igual de largo que el “externo”. Aún así, los ejemplares se asignan con dudas a *Id. sulcatus sulcatus*? debido al sobrecrecimiento de minerales, que no permiten identificar de forma definitiva los caracteres morfológicos

Elementos vicariantes de *Gnathodontideos* y de *Idiognathodontideos sensu* GRAYSON *et al.* 1990

Elemento M

Lámina 6, Figuras 11, 12

- *1941 *Synprioniodina microdenta* ELLISON, pp. 108-111, 119, Lám. 20, Figs. 43-46.
 1952 *Synprioniodina microdenta* ELLISON; RHODES, p. 893, Lám. 126, fig. 4.
 1957 *Prioniodina* aff. *Prioniodina prona* (HUDDLE); LYS & SERRE, p. 1049, Lám. VI, fig. 4.
 1961 *Synprioniodina fosenta* STAUFFER; HIGGINS, Lám. xii, fig. 8.
 1968 *Synprioniodina microdenta* ELLISON; HIGGINS & BOUCKAERT; p. 47, Lám. 1, fig. 6.
 1969 *Euprioniodina caverna* COLLINSON & DRUCE (*nom. nud.*); RHODES, AUSTIN & DRUCE, p. 90, Lám. 22, figs. 11a, b.
 1969 *Euprioniodina microdenta* ELLISON; RHODES, AUSTIN & DRUCE, p. 91, Lám. 22, figs. 16a, b.
 1971 *Synprioniodina denticamura* REXROAD & LIEBE; COLLINSON, REXROAD & THOMPSON, fig. 8.
 1973 *Euprioniodina* sp. AUSTIN & ALDRIDGE, Lám. 1, fig. 11.
 1975 *Synprioniodina microdenta* ELLISON; HIGGINS, p. 75, Lám. 3, figs. 10, 15, 16.
 1980 *Synprioniodina microdenta* ELLISON; METCALFE, p. 309, Lám. 37, fig. 16.
 1981 *Synprioniodina microdenta* ELLISON; METCALFE, Lám. 19, figs. 8, 9.
 1982 *Gnathodus* spp. VON BITTER & PLINT-GEERL, pp. 200, 201, Lám. 6, figs. 21, 22.
 1982 *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY); HIGGINS & WAGNER-GENTIS, p. 329, Lám. 34, fig. 25.
 1983b *Synprioniodina microdenta* ELLISON; METCALFE, Lám. 1, fig. 6.
 1985 *Gnathodus* spp. REXROAD & MERRILL, Lám. 1, figs. 13-15.
 1985 *Synprioniodina microdenta* (ELLISON); WEYANT & MASSA, Lám. III, figs. 7, 8.
 1985 *Euprioniodina microdenta* (ELLISON); HUSRI & AUSTIN, Lám. 1, fig. 25.
 1986 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); MAPES & REXROAD, Lám. 2, figs. 27, 28.
 1987 Probable M element of *Gnathodus bilineatus* MERRILL;

Lám. 11, fig. 19.

- 1987 *Gnathodus* spp. non-platform elements DEAN, pp. 56, 57, Lám. 7, fig. 11.
 1987 *Gnathodus girtyi* HASS; ARMSTRONG & PURNELL, Lám. 2, fig. 13.
 1990 *Gnathodontid* M element GRAYSON, MERRILL & LAMBERT, pp. 379, 380, pl 1, figs. 4-6, 15, 30, 34; Lám. 2, figs. 10, 11, 15; Lám. 3, figs. 4-6, 1, 16, 20, 29, 30, 35.
 1990 *Gnathodus bilineatus modocensis* REXROAD; REXROAD & HOROWITZ, p. 501, Lám. 2, fig. 31 (elemento M).
 1991 undifferentiated ramiform elements of *Idiognathodus*, *Streptognathodus* and *Neognathodus* BROWN, REXROAD, EGGERT & HOROWITZ, fig. 6.20, 6. 21.
 1991 *Gnathodus* spp. non-Pa elements STONE, pp. 24-28, Lám. 1, fig. 12.
 1993 *Synprioniodina microdenta* ELLISON; DAVIES, AUSTIN & MOORE, Lám. 2, fig. 20.
 1994 *Gnathodus bilineatus* subsp. VARKER, p. 309, Lám. 3, figs. 7, 10 (elemento M).
 1998 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); BELKA & LEHMANN, Lám. 1, fig. 6 (elemento M).
 1999 *Gnathodus* sp. ramiform elements SOMERVILLE, Lám. 3, figs. 10-12.
 1999 *Synprioniodina microdenta* ELLISON; BOŠIČ, Lám. 4, fig. 14.
 2005 *Gnathodus girtyi* HASS; MEDINA-VAREA, SARMIENTO, RODRÍGUEZ & CÓZAR, pp. 31, 32, Lám. 1, fig. 18.
 2006 *Synprioniodina microdenta* ELLISON; NEMYROVSKA, PERRET-MIROUSE & WEYANT, Lám. 6, fig. 20.

Material <i>Synprioniodina microdenta</i> s.f.		
Capa	Sinestrales	Dextrales
TZ2/4-1	1	2
TZ5/6	1	
ID2/8-2	1	
ID2/8-3		2

Denominación morfotaxonómica: *Synprioniodina microdenta* ELLISON, 1941.

Descripción

Elemento ramiforme dolobrado con dos procesos uno “anterior” corto y otro “posterior” largo, separados por un ángulo de aproximadamente 60° en el plano “vertical”, en vista “interna”. El proceso “anterior” es corto, triangular y se proyecta “aboralmente”. Presenta hasta 4 denticulos que se inclinan hacia la cúspide. Ésta se encuentra en la unión de los dos procesos, es subtriangular, de sección subovalada a subredondeada, y de mayor tamaño que los denticulos.

El proceso “posterior” es alargado con el margen “aboral” de sus extremos “anterior” y “posterior” ligeramente cóncavos y su parte central más o menos recta. Hacia su extremo “posterior” el proceso se curva de forma ligera “interiormente”. La parte basal del proceso es en forma de barra ligeramente comprimida “lateralmente” y de sección subovalada. Esta parte del proceso se encuentra bien diferenciada de los denticulos, los cua-

les presentan dos tamaños, unos más grandes, redondeados y alargados, y otros más pequeños y de forma acicular intercalados entre los primeros.

En vista “aboral” la cavidad basal se localiza debajo del a cúspide, es triangular y ligeramente globosa, especialmente en las formas juveniles.

Elemento S₀

Lámina 6, Figura 13

- 1961 *Hibbardella fragilis* HIGGINS, pp. 213, 214, text-fig. 2, Lám. ii, fig. 4 [*nomen nudum* según REXROAD & BURTON (1961)]
- *1965 *Hibbardella acuta* MURRAY & CHRONIC, p. 598, Lám. 73, figs. 3-5.
- 1968 *Hibbardella acuta* MURRAY & CHRONIC; HIGGINS & BOUCKAERT, p. 36, Lám. 1, fig. 9.
- 1969 *Hibbardella (Hibardella) acuta* MURRAY & CHRONIC; RHODES, AUSTIN & DRUCE, p. 112, Lám. 25, figs. 19, 20.
- 1975 *Hibbardella acuta* MURRAY & CHRONIC; HIGGINS, p. 34, Lám. 1, figs. 7, 9; Lám. 6, fig. 13.
- 1980 *Hibbardella acuta* MURRAY & CHRONIC; METCALFE, p. 304, Lám. 37, fig. 3.
- 1981 *Hibbardella acuta* MURRAY & CHRONIC; METCALFE, Lám. 14, figs. 6a-c.
- 1982 *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY); HIGGINS & WAGNER-GENTIS, p. 330, Lám. 34, fig. 26 (elemento A₃).
- 1986 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); MAPES & REXROAD, Lám. 2, figs. 22, 23.
- 1987 *Gnathodus* spp. non-platform elements DEAN, pp. 57, 58, Lám. 7, fig. 8.
- 1990 *Gnathodontid* Sa element GRAYSON, MERRILL & LAMBERT, pp. 380, 381, Lám. 1, figs. 3, 32, 35, 36, 39; Lám. 2, figs. 6-9, 13; Lám. 3, figs. 9, 14, 17, 19, 28, 33, 34.
- 1991 undifferentiated ramiform elements of *Idiognathodus*, *Streptognathodus* and *Neognathodus* BROWN, REXROAD, EGGERT & HOROWITZ, fig. 6.18.
- 1991 *Gnathodus* spp. non-Pa elements STONE, pp. 24-28, Lám. 1, fig. 13 (elemento “Sa”).
- 1993 *Hibbardella acuta* MURRAY & CHRONIC; DAVIES, AUSTIN & MOORE, Lám. 2, figs. 13a, b.
- 1994 Cluster *Gnathodus bilineatus* subsp. VARKER, Lám. 1, figs. 2, 3, 7 (elemento “Sa”).
- 1994 *Gnathodus bilineatus* subsp. VARKER, p. 309, Lám. 3, fig. 8 (elemento “Sa”).
- 1999 *Gnathodus* sp. ramiform elements SOMERVILLE, Lám. 3, figs. 8, 9.

Material <i>Hibbardella acuta</i> s.f.	
Capa	Nº ejemplares
TZ2/4-1	1

Denominación morfotaxonómica: *Hibbardella acuta* MURRAY & CHRONIC, 1965.

Descripción

Elemento ramiforme alado con dos procesos “laterales” que divergen entre sí 30° y un proceso “posterior” en ángulo recto con la cúspide y a 45° de cada proceso “lateral” en la horizontal. En vista “posterior” los procesos “laterales” se encuentran comprimidos “antero-

posteriormente”, son alargados y se desarrollan de forma marcada “aboralmente”. En los procesos alternan dentículos de mayor tamaño con otros más pequeños. Los dentículos son rectos, alargados y de sección sub-circular.

El proceso “posterior” está comprimido “lateralmente” y se curva en sentido “aboral”. En su parte “oral” se observan unos dentículos redondeados, pero se desconoce su número o la longitud del proceso por hallarse fracturado. La cúspide es mucho mayor en tamaño que los dentículos, redondeada y de sección sub-circular y se inclina “posteriormente” de forma ligera. Está comprimida en sentido “lateral”.

En vista “aboral” la cavidad basal es pequeña y se continúa como un surco estrecho por el margen “basal” de los procesos.

Elemento S₁

Lámina 6, Figuras 14, 15

- 1957 *Hindeodella brevis* BRANSON & MEHL; LYS & SERRE, p. 1043, Lám III, figs. 1a, b.
- 1957 *Hindeodella brevis* BRANSON & MEHL; BISCHOFF, p. 26, Lám. 6, fig. 24.
- *1959 *Hindeodella uncata* HASS, p. 383, Lám. 47, fig. 6.
- 1961 *Hindeodella brevis* BRANSON & MEHL; HIGGINS, Lám. X, fig. 14.
- 1968 *Hindeodella uncata* HASS; HIGGINS & BOUCKAERT; pp. 37, 38, Lám. 1, fig. 5.
- 1969 *Hindeodella croka* COLLINSON & DRUCE (*nom. nud.*); RHODES, AUSTIN & DRUCE, p. 121, Lám. 28, figs. 15-17.
- 1975 *Hindeodella uncata* (HASS); HIGGINS, p. 44, Lám. 4, figs. 1-3.
- 1980 *Hindeodella uncata* HASS; METCALFE, p. 305, Lám. 37, fig. 9.
- 1981 *Hindeodella uncata* HASS; METCALFE, Lám. 15, fig. 2.
- 1981 *Idiognathoides sinuatus* HARRIS & HOLLINGSWORTH; HIGGINS, p. 440, fig. 1 (elemento A_{1C}).
- 1987 *Gnathodus* spp non-platform elements DEAN, pp.59, 60 (elemento “Sc_γ”).
- 1990 *Gnathodontid* Sd element GRAYSON, MERRILL & LAMBERT, p. 382, Lám. 1, figs. 12, 14, 40, 43, 44; Lám. 2, fig. 12; Lám. 3, figs. 24, 31 (elemento Sc₁).
- 1991 *Gnathodus* spp. non-Pa elements STONE, pp. 24-28, Lám. 1, fig. 18 (elemento “Sc₃”).
- 1994 Cluster *Gnathodus bilineatus* subsp. VARKER, Lám. 1, figs. 3, 4, 7 (elemento “Sd”).
- 1994 *Gnathodus bilineatus* subsp. VARKER, p. 309, Lám. 3, figs. 13, 15 (elemento “Sd”).
- 1999 *Gnathodus* sp. ramiform elements SOMERVILLE, Lám. 3, figs. 19, 20.
- 2006 *Hindeodella uncata* (HASS); NEMYROVSKA, PERRET-MIROUSE & WEYANT; Lam. 6, fig. 12.

Denominación morfotaxonómica: *Hindeodella uncata* s.f. HASS, 1959.

Descripción

Elemento ramiforme bipennado formado por un proceso “anterior” posiblemente más corto y otro “posterior” muy largo que en vista “lateral interna” y “oral” se

Material <i>Hindeodella uncatata</i> s.f.		
Capa	Sinestrales	Dextrales
TZ2/4-1		4
Pc2402	1	1
TZ2/4-2	1	2
ID2/8-3	3	2

encuentran separados en la horizontal unos 60°. Se caracteriza por la inflexión “interna” de ambos procesos cerca de su unión. Hacia la parte “posterior” se vuelven a flexionar “externamente”. El proceso “posterior” vuelve a curvarse “internamente” nuevamente hacia su extremo “posterior”. De esta forma los denticulos se inclinan no solo “posteriormente” sino también hacia el lado “interno”.

Tanto el proceso “anterior” como el “posterior” se suelen encontrar fragmentados, pero especialmente el proceso “anterior” por lo que no puede determinarse su longitud total, aunque por la morfología del proceso parece más corto que el proceso “posterior”; tampoco se puede precisar el número de denticulos.

El proceso “posterior” tiene una base en forma de barra subredondeada en la que en formas juveniles se observa una cierta compresión “lateral”. La morfología del proceso es ligeramente sinuosa con flexiones que marcan concavidades y convexidades en vista “lateral interna”. Los denticulos se inclinan “posteriormente” pudiendo estar casi horizontales los del extremo “posterior” del proceso. La denticulación es de tipo hindeodélido, con denticulos subredondeados y alargados con ápices agudos, entre los que se encuentran otros más pequeños y de forma acicular. Son discretos pudiendo estar en contacto los márgenes “anterior” y “posterior” de un denticulo con otro, especialmente entre los pequeños y los de mayor tamaño.

Hay una pequeña cavidad basal bajo la zona de confluencia de ambos procesos observable en vista “aboral”. Es alargada y se extiende como un surco estrecho y somero por el margen basal de ambos procesos.

Elemento S₂

Lámina 6, Figura 16

- ?1957 *Angulodus walrathi* (HIBBARD); BISCHOFF, p. 17, Lám. 5, figs. 44, 45.
 1961 *Angulodus walrathi* (HIBBARD); HIGGINS, Lám. x, fig. 16.
 1962 *Angulodus walrathi* (HIBBARD); HIGGINS, Lám. 1, fig. 10.
 ?1963 *Hindeodella* sp. REXROAD & COLLINSON, p. 10, Lám. 2, fig. 32.
 *1968 *Angulodus simplex* sp. nov. HIGGINS & BOUCKAERT; pp. 28, 29, Lám. 1, fig. 7.
 1969 *Hindeodella hibbardi* COLLINSON & DRUCE (*nom. nud.*); RHODES, AUSTIN & DRUCE, p. 124, Lám. 28, figs. 18-20.
 1975 *Hindeodella simplex* (HIGGINS & BOUCKAERT); HIGGINS, pp. 42, 43, Lám. 5, figs. 10, 12, 13.
 1981 *Hindeodella simplex* (HIGGINS & BOUCKAERT); MET-

CALFE, Lám. 15, figs. 1, 7.

- 1981 *Idiognathodus sinuatus* HARRIS & HOLLINGSWORTH; HIGGINS, p. 440, fig. 1 (elemento A₂).
 1982 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); HIGGINS & WAGNER-GENTIS, p. 330, Lám. 34, fig. 24.
 ?1985 *Gnathodus* spp. REXROAD & MERRILL, Lám. 1, fig. 12.
 1987 *Gnathodus* spp non-platform elements DEAN, p. 58 (elemento “Sb”).
 1990 *Gnathodontid* Sb element GRAYSON, MERRILL & LAMBERT, p. 381, Lám. 1, figs. 10, 11, 45; Lám. 2, fig. 17; Lám. 3, figs. 27, 42.
 ? p.1990 *Gnathodus bilineatus modocensis* REXROAD; REXROAD & HOROWITZ, p. 501, Lám. 2, fig. 30.
 1991 *Gnathodus* spp. non-Pa elements STONE, pp. 24-28, Lám. 1, fig. 15 (elemento “Sb”).
 1993 *Hindeodella simplex* (HIGGINS & BOUCKAERT); DAVIES, AUSTIN & MOORE, Lám. 2, fig. 31.
 1994 *Gnathodus bilineatus* subsp. VARKER, p. 309, Lám. 2, fig. 1; Lám. 3, fig. 14 (elemento “Sb”).
 1999 *Gnathodus* sp. ramiform elements SOMERVILLE, Lám. 3, figs. 17, 18.
 2005 *Gnathodus girtyi* HASS; MEDINA-VAREA, SARMIENTO, RODRÍGUEZ & CÓZAR, pp. 31, 32, Lám. 2, fig. 14.
 2006 *Hindeodella hibbardi* COLLINSON & DRUCE *en* RHODES, AUSTIN & DRUCE; NEMYROVSKA, PERRET-MIROUSE & WEYANT, Lám. 6, figs. 15, 16.

Material <i>Hindeodella simplex</i> s.f.		
Capa	Sinestrales	Dextrales
TZ2/4-1	3	3
Pc2402	2	1
TZ2/4-2	3	3
Pc2356		1
ID2/8-3	3	

Denominación morfotaxonómica: *Hindeodella simplex* s.f. (HIGGINS & BOUCKAERT, 1968).

Descripción

Elemento ramiforme bipennado con un proceso “anterior” más corto que el “posterior” separados entre sí 140° en vista “lateral interna”.

El proceso “anterior” se encuentra comprimido “lateralmente” y se proyecta en sentido “aboral”. En uno de los ejemplares se observan hasta 7 denticulos que se inclinan “posteriormente” y hacia la cúspide, cuando ésta puede diferenciarse. Los cuatro más “anteriores” son más triangulares y alargados que los demás.

La cúspide no se diferencia bien en todos los ejemplares, ya que en algunos de ellos tiene un tamaño similar a los denticulos. Ésta se sitúa en la confluencia de los dos procesos, es alargada y ligeramente triangular. Su tamaño es mayor que el de los denticulos del proceso “anterior”, pero similar a los denticulos del proceso “posterior”.

El proceso “posterior” es alargado, comprimido “lateralmente” con sección más subovalada en formas

adultas y con un margen “aboral” ligeramente cóncavo a recto en vista “lateral interna”. La denticulación de tipo hindeodélido. Los denticulos suelen ser discretos, especialmente en formas juveniles, pudiendo estar en contacto con otros denticulos en formas adultas.

La cavidad basal (vista “aboral”) se sitúa debajo de la cúspide. Es muy pequeña, subtriangular y se prolonga en forma de surco por el margen basal de ambos procesos.

Elementos S_3 y S_4

Lámina 6, Figuras 17, 18

- *1957 *Hindeodella ibergensis* BISCHOFF, p. 28, Lám. 6, fig. 33 [elemento S_3], figs. 37, 39 [elemento S_4].
 1962 *Hindeodella ibergensis* BISCHOFF; HIGGINS, Lám. 1, fig. 11 [elemento S_3].
 1968 *Hindeodella ibergensis* BISCHOFF; HIGGINS & BOUCKAERT; p. 37, Lám. 1, figs. 1-3 (figs. 1, 2= elemento S_3 , fig. 3= elemento S_4).
 1969 *Hindeodella cooperi* (ELIAS); RHODES, AUSTIN & DRUCE, p. 120, Lám. 31, figs. 18, 19 [elemento S_3].
 1969 *Hindeodella ibergensis* BISCHOFF; RHODES, AUSTIN & DRUCE, p. 123, Lám. 28, figs. 22, 24, 30, 31 [elemento S_4].
 1975 *Hindeodella ibergensis* BISCHOFF; HIGGINS, pp. 38-40, text-fig. 8a-d, f, Lám. 4, figs. 10, 11, 14; Lám. 6, fig. 13 (pars) [elemento S_3], text-fig. 8e, Lám. 4, fig. 15 [elemento S_4].
 1980 *Hindeodella ibergensis* BISCHOFF; METCALFE, p. 305, Lám. 37, fig. 10 [elemento S_3].
 1981 *Hindeodella ibergensis* BISCHOFF; METCALFE, Lám. 15, figs. 5, 6.
 1981 *Idiognathoides sinuatus* HARRIS & HOLLINGSWORTH; HIGGINS, p. 440, fig. 1 (elemento A_{1a}) [elemento S_3].
 1982 *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY); HIGGINS & WAGNER-GENTIS, p. 324, Lám. 34, fig. 20 (elemento A_{1b}) [elemento S_4], fig. 22 (elemento A_{1a}) [elemento S_3].
 1985 *Hindeodella ibergensis* BISCHOFF; HUSRI & AUSTIN, Lám. 1, fig. 26 [elemento S_3].
 1986 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); MAPES & REXROAD, Lám. 2, fig. 26.
 1987 *Gnathodus* spp. non-platform elements DEAN, pp. 58, 59, Lám. 7, fig. 9 (elemento $Sc\alpha$) [elemento S_3].
 1987 *Gnathodus* spp. non-platform elements DEAN, p. 59, Lám. 7, fig. 10 (elemento “ $Sc\beta$ ”) [elemento S_4].
 1990 *Gnathodontid Sc* element GRAYSON, MERRILL & LAMBERT, pp. 381, 382, Lám. 1, figs. 13, 18-20, 38, 41 [elemento S_3], 37, 42 [elemento S_4]; Lám. 2, fig. 14 [elemento S_4]; Lám. 3, figs. 8, 40 [elemento S_3], 7, 21, 26, 32, 38, 39 [elemento S_4], 12 [elemento S].
 1991 *Gnathodus* spp. non-Pa elements STONE, pp. 24-28, Lám. 1, fig. 16 (elemento Sc) [elemento S_4], fig. 17 (elemento “ Sc ”) [elemento S_3].
 1990 *Gnathodus bilineatus modocensis* REXROAD; REXROAD & HOROWITZ, p. 501, Lám. 2, figs. 28, 29 [elemento S_3].
 1991 undifferentiated ramiform elements of *Idiognathodus*, *Streptognathodus* and *Neognathodus* BROWN, REXROAD, EGGERT & HOROWITZ, fig. 6.19 [elemento S_4], 6.22 [elemento S_3].
 1993 *Hindeodella ibergensis* BISCHOFF; DAVIES, AUSTIN & MOORE, Lám. 2, fig. 30.
 1994 Cluster *Gnathodus bilineatus* subsp. VARKER, Lám. 1, fig. 1 (elemento “ Sc ”) [elemento S_3], Lám. 1, figs. 3, 4, 7 [elementos S].

- 1994 *Gnathodus bilineatus* subsp. VARKER, p. 309, Lám. 2, fig. 1; Lám. 3, figs. 11, 12 (elemento “ Sc ”) [elemento S_4].
 1998 *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY); BELKA & LEHMANN, Lám. 1, fig. 7 (elemento “ Sc_2 ”) [elemento S_3]; fig. 8 (elemento “ Sc_1 ”) [elemento S_4].
 1999 *Gnathodus* sp. ramiform elements SOMERVILLE, Lám. 3, figs. 13, 15, 16 [elemento S_3], fig. 14 [elemento S_4].
 1999 *Hindeodella ibergensis* BISCHOFF; BOŠIĆ, Lám. 4, fig. 15 [elemento S_3].
 2005 *Gnathodus girtyi* HASS; MEDINA-VAREA, SARMIENTO, RODRÍGUEZ & CÓZAR, pp. 31, 32, Lám. 2, fig. 13 [sólo] [elemento S_3].
 2006 *Hindeodella ibergensis* BISCHOFF; NEMYROVSKA, PERRET-MIROUSE & WEYANT, Lám. 6, figs. 7 [elemento S_4], 13 [elemento S_3].
 2006 *Hindeodella* sp. NEMYROVSKA, PERRET-MIROUSE & WEYANT, Lám. 6, fig. 6.
 p.?2008 Élément S KULLMANN, PERRET-MIROUSE & DELVOLVÉ, Lám. 10, fig. 12 (non figs. 6, 8, 9, 11)

Material <i>Hindeodella ibergensis</i> s.f.		
Capa (Ejemplares S_3)	Sinestrales	Dextrales
TZ2/4-1	3	2
Pc2402	3	2
TZ2/4-2	2	
Capa (Ejemplares S_4)	Sinestrales	Dextrales
TZ2/4-1	2	
Pc2402	2	
TZ2/4-2		1

Denominación morfotaxonómica: *Hindeodella ibergensis* s.f. BISCHOFF, 1957.

Descripción

Elemento ramiforme bipennado constituido por un proceso “posterior” y un proceso “anterolateral”. El proceso “posterior” es alargado, comprimido “lateralmente” y con denticulación de tipo hindeodélido, en la que alternan de 2 a 4 denticulos aciculares de menor tamaño entre los denticulos de mayor tamaño.

Donde confluyen ambos procesos se encuentra la cúspide, la cual es de mayor tamaño que los denticulos de ambos procesos. De sección subcircular y ápice agudo a redondeado, se inclina “posteriormente”.

En función de la posición del proceso “anterolateral” y su morfología pueden distinguirse dos morfologías. En el caso de los elementos con proceso “anterolateral” de morfología 1 (elemento S_3 , Lám. 6, Fig. 17), predomina su posición “anterior” respecto de la cúspide. La parte de barra es ancha y se inclina “anteriormente” desde su margen “aboral” hacia los denticulos. Además, su extremo “anterior” se curva hacia el “lateral interno” del elemento. Debido a esto, se genera una concavidad

entre la cúspide y el extremo “anterior” del proceso “anterolateral”. Presenta de 4 a 5 denticulos de sección redondeada y discretos que se inclinan hacia la cúspide y se reclinan “anteriormente” hacia sus ápices, donde se enderezan nuevamente, siendo ligeramente cóncavos en vista “lateral interna”. El ángulo de separación con el proceso “posterior” es de aproximadamente 110°.

En el caso de la segunda morfología (elemento S₄, Lám. 6, Fig. 18), en el proceso “anterolateral” predomina su posición “lateral”. Se encuentra en un ángulo de 90° respecto del proceso “posterior” proyectándose “lateral” y “aboralmente”. La parte de barra es ancha, pero menos visible en vista “lateral interna” que en el caso de la primera morfología. Presenta también de 4 a 5 denticulos, de sección redondeada que se inclinan progresivamente hacia la cúspide desde el extremo distal del proceso “anterior”.

En vista “aboral” se observa que la cavidad basal es subtriangular y pequeña, y que se extiende en forma de surco por el margen “aboral” de ambos procesos.

Discusión

Diversos autores (NORBY, 1976; DEAN, 1987; SOMERVILLE & SOMERVILLE, 1999; PURNELL *et al.*, 2000) han ilustrado elementos de las dos morfologías ocupando posiciones distintas en el aparato de *Gnathodus*, basándose en asociaciones naturales como en el caso de NORBY (1976). PURNELL *et al.* (2000) se basa en el aparato de un gnatódido para proponer la nomenclatura que respondería a la correcta posición y orientación biológica de los elementos conodontales dentro del aparato. En el caso de los autores mencionados anteriormente, ejemplares de *H. iberensis* s.f. con morfología 1 del proceso “anterolateral” ocuparía la posición S₃ en el aparato conodontal de los gnatódidos, mientras que en la posición S₄ se situarían los elementos con morfología de tipo 2.

Familia *Mestognathidae* AUSTIN & RHODES en ROBINSON, 1981

Esta familia, según SWEET (1988) está constituida exclusivamente por el género *Mestognathus* BISCHOFF, 1957, y sus cinco especies.

Género *Mestognathus* BISCHOFF, 1957

Especie tipo: *Mestognathus beckmanni* BISCHOFF, 1957.

1957 *Mestognathus* BISCHOFF, p. 36.

Diagnosis según VON BITTER *et al.* (1986)

Aparato constituido por elementos P₁ de tipo pectiniforme formados por parapeto “interno, lámina “ante-

rior” en posición dextral (se une al margen “derecho” de la plataforma y plataforma amplia. Presentan simetría de Clase III de LANE (1968). Respecto a los elementos ramiformes, VON BITTER *et al.* (1986) no reconocían con certeza que el aparato de *Mestognathus* tuviese elementos ramiformes debido a la falta de asociaciones naturales, la rareza relativa del género y del comportamiento hidrodinámico de los elementos del aparato. Sin embargo, no descartan que bajo condiciones óptimas estos elementos estuvieran presentes en el aparato, ya que consideraban que el stress ambiental perjudicaba la capacidad para retener los elementos ramiformes en el aparato (VON BITTER *et al.*, 1986; MERRILL & VON BITTER, 1984). Hacen notar también, que otros cavusgnatideos contemporáneos sí presentan elementos ramiformes en el aparato. DEAN (1987) y SOMERVILLE (1999) incluyen en sus reconstrucciones del género elementos ramiformes.

Discusión

El género *Mestognathus* fue definido por BISCHOFF (1957) a partir de 50 ejemplares pectiniformes de la “Lower *Goniatites* Stufe” (cuIIIa) del Misisípico de Alemania (VON BITTER *et al.*, 1960).

HIGGINS en 1961 describió y nombró, a partir del material del Namuriense de Inglaterra, la especie *Mestognathus bipluti*. Posteriormente, GLOBENSKY (1967) y RHODES *et al.* (1969) describieron dos especies nuevas *Mestognathus dhuensis* y *Mestognathus neddensis*, respectivamente y BELKA (1983) describió la especie *M. groessensi*.

En la monografía sobre *Mestognathus* realizada por VON BITTER *et al.* (1986), los autores reevaluaron el material ilustrado previamente por otros autores y las diagnósis y realizaron una revisión no sólo de la sistemática del género y sus especies, sino también abordaron de forma detallada la ontogenia, relaciones filogenéticas, paleoecología y paleobiogeografía de los representantes de este género. Propusieron además, una zonación para ambientes marinos someros basada en las especies de *Mestognathus*. Así, determinaron que los especímenes de *M. dhuensis* GLOBENSKY y *M. neddensis* RHODES, AUSTIN & DRUCE, no eran sino sinónimos de *M. beckmanni*, *M. bipluti* y *Mestognathus* spp. Describieron y nombraron dos nuevas especies: *Mestognathus harmalai* SANDBERG & VON BITTER y *Mestognathus praebeckmanni* SANDBERG, JOHNSTON, ORCHARD & VON BITTER.

VON BITTER *et al.* (1986) reconocen sólo 5 especies, en función de sus elementos P₁, las cuales muestran la siguiente secuencia filogenética: *M. harmalai*—*M. groessensi*—*M. praebeckmanni*—*M. beckmanni*—*M. bipluti*, que está caracterizada por el aumento en el tamaño de la lámina fija y la disminución del tamaño de la lámina libre así como por la evolución en el desarrollo del parapeto “interno” y la escotadura “anterior” (Fig. 6.19).

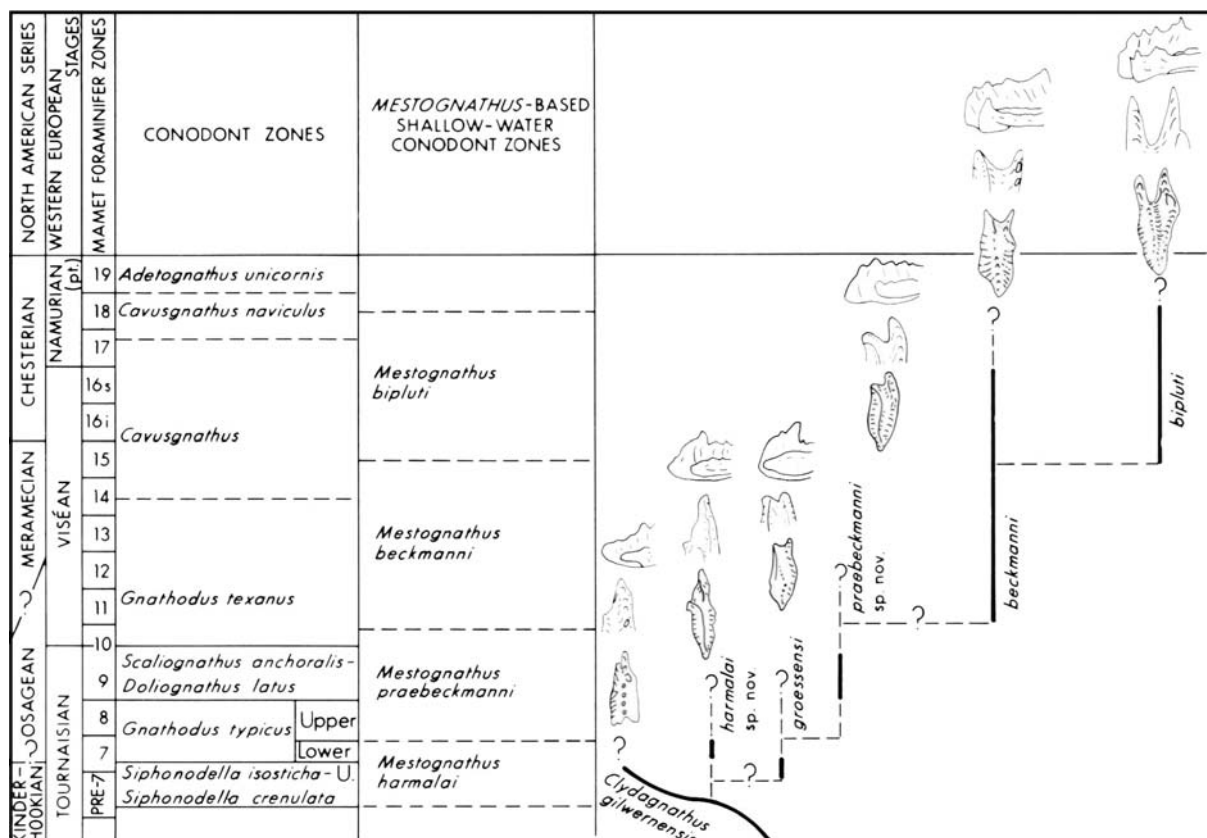


Figura 6.19.- Filogenia de *Mestognathus* según VON BITTER *et al.* (1986).

Para VON BITTER *et al.* (1986), *Mestognathus* podría haber evolucionado a partir de *Clydagnathus gilwernensis* RHODES, AUSTIN & DRUCE 1969 (Cavusgnathidae) en el Courceiense (finales del Tournaisiense), debido a que sus elementos P₁ presentan una lámina “anterior” que se une al margen derecho (plataforma “externa”), una carena “posterior” que se extiende “anteriormente”, hasta por lo menos la mitad de la plataforma, y un parapeto con forma redondeada (DRUCE, 1969), caracteres que ambos comparten (Fig. 6.19). Además, consideran que *Mestognathus* y *Clydagnathus* tienen una paleoecología similar, ya que ambos caracterizan ambientes marinos someros, cercanos a la costa.

Mestognathus beckmanni? BISCHOFF, 1957

(Elemento P₁)

Lámina 6, Figura 19

- ?*1957 *Mestognathus beckmanni* n. sp. BISCHOFF, p. 37, Lám. 2, figs. 5a-d, 5, 6, 8, 9.
- ?p.1967 *Mestognathus dhuensis* GLOBENSKY, Lám. 57, fig. 22 [sólo].
- ?1969 *Mestognathus beckmanni* BISCHOFF; RHODES, AUSTIN & DRUCE, pp. 150-152, Lám. 15, figs. 7a-d.
- ?1969 *Mestognathus neddensis* RHODES, AUSTIN & DRUCE, pp. 153, 154, Lám. 15, figs. 2a-c, 3.
- ?1973 *Mestognathus beckmanni* BISCHOFF; AUSTIN & ALDRIDGE, Lám. 2, fig. 12.
- ?1974 *Mestognathus beckmanni* BISCHOFF; MATTHEWS & THOMAS, Lám. 50, figs. 27, 28.
- ?1981 *Mestognathus beckmanni* BISCHOFF; METCALFE, pp. 31,

- 33, Lám. 8, figs. 1, 2.
- ?1982 *Mestognathus beckmanni* BISCHOFF; HIGGINS & WAGNER-GENTIS, Lám. 34, figs. 16, 17.
- ?1983a *Mestognathus beckmanni* BISCHOFF; METCALFE, Lám. 2, figs. 5, 6.
- ?p.1982 *Mestognathus* sp. VON BITTER & PLINT-GEERL, Lám. 4, fig. 2 [sólo].
- ?1985 *Mestognathus beckmanni* BISCHOFF; VARKER & SEVASTOPULO, p. 200, Lám. 5.5, figs. 1, 3, 5.
- ?1985 *Mestognathus beckmanni* BISCHOFF; BELKA, Lám. 10, figs. 4-7.
- ?1985 *Mestognathus beckmanni* BISCHOFF; WEYANT, Lám. 5, figs. 5-7.
- ?1986 *Mestognathus beckmanni* BISCHOFF; BELKA & GROESSENS, Lám. 2, figs. 3a, b.
- ?1986 *Mestognathus beckmanni* BISCHOFF; VON BITTER, SANDBERG & ORCHARD, pp. 35-37, Lám. 1, figs. 1-8, 23; Lám. 2, figs. 1-5, 9; Lám. 3, figs. 1-5, 9; Lám. 4, figs. 1-5, 9; Lám. 12, figs. 1-6; Lám. 13, figs. 1-9; Lám. 14, figs. 1-12; Lám. 15, figs. 1-12; Lám. 16; Lám. 17, figs. 1-13; Lám. 19, figs. 1-5; Lám. 20, figs. 3, 6, 10, 12; Lám. 23, figs. 1-3; Lám. 25, figs. 7-9; Lám. 26, fig. 4; Lám. 27, figs. 3, 4, 7.
- ?1986 *Mestognathus beckmanni* BISCHOFF; BELKA & GROESSENS, Lám. 2, figs., 3a, b.
- ?1987 *Mestognathus beckmanni* BISCHOFF; AUSTIN, Lám. 13.4, fig. 1.
- ?1987 *Mestognathus beckmanni* (BISCHOFF); ARMSTRONG & PURNELL, Lám. 3, figs. 4, 6.
- ?1991 *Mestognathus beckmanni* BISCHOFF; STONE, p. 32, Lám. 1, figs. 10-11.
- ?1991 *Mestognathus beckmanni* BISCHOFF; MENÉNDEZ-ÁLVAREZ, pp. 223, 224, Lám. 33, figs. 4-6.
- ?1992 *Mestognathus beckmanni* BISCHOFF; PURNELL, pp. 31-33, Lám. 5, fig. 8.
- ?1999 *Mestognathus beckmanni* BISCHOFF; MEISCHNER & NE-

- MYROVSKA, Lám. 2, figs. 17, 18.
 ?1999 *Mestognathus beckmanni* BISCHOFF; SOMERVILLE, Lám. 9, fig. 1.
 ?p.2006 *Mestognathus beckmanni* BISCHOFF; NEMYROVSKA, PERRET-MIROUSE & WEYANT, Lám. 4, figs. 23, 25

Material <i>Mestognathus beckmanni</i> ?	
Capa	Sinestral
ID2/8-2	1

Descripción

Elemento pectiniforme carminado. En vista “oral”, la lámina libre se une al parapeto externo. Está constituida por cinco denticulos fusionados aunque individualizados unos de otros. Su ápice es triangular. Excepto el del denticulo posterior que es aguzado. Este denticulo presenta un tamaño mayor que el resto, realzándose significativamente sobre los demás.

La plataforma es alargada y se va estrechando hacia el extremo “posterior”. Presenta una carena central flanqueada por dos surcos adcarenales. Los parapetos están constituidos por una serie de crestas y surcos transversales a la plataforma. La escotadura “anterior”, entre los dos parapetos no se encuentra muy desarrollada.

El parapeto “interno” comienza muy anteriormente, a la altura del primer denticulo de la lámina libre, aunque no se observa su desarrollo completo por encontrarse fracturado. El margen basal del elemento presenta una quilla longitudinal hasta el extremo posterior que se desarrolla a partir de la fósula basal, la cual se sitúa anteriormente.

En vista “aboral”, como es característico del género *Mestognathus*, el ejemplar no presenta una cavidad basal, sino una fósula basal, situada justo debajo del denticulo posterior de la lámina libre. Se dirige hacia la parte anterior y posterior en forma de expansiones labiadas. Se observa un surco que se desarrolla desde el extremo posterior hasta la parte anterior.

Discusión

Aunque la morfología del parapeto “interno” es similar a la de *Mestognathus beckmanni* (no es de tipo espatulado, es recto y parece acabar de forma abrupta), por encontrarse el ejemplar fracturado no puede adscribirse con certeza a esta especie.

Mestognathus bipluti HIGGINS, 1961

(Elemento P₁)

Lámina 6, Figuras 20-22

- *1961 *Mestognathus bipluti* HIGGINS, pp. 216, 217, text-fig. 4, Lám. x, figs. 1, 2.
 p. 1967 *Mestognathus dhuensis* n. sp. GLOBENSKY, pp. 442, 443, Lám. 57, figs. 23, 24 [sólo].

- 1969 *Mestognathus bipluti* HIGGINS; RHODES, AUSTIN & DRUCE, pp. 152, 153, Lám. 15, figs. 1a-3c, 8a, b.
 1969 *Mestognathus neddensis* RHODES, AUSTIN & DRUCE, pp. 153, 154, Lám. 15, figs. 6a-c [sólo].
 ?1970 *Mestognathus bipluti* HIGGINS; MARKS & WENSINK, p. 266, Lám. 1, figs. 7, 8.
 1973 *Mestognathus neddensis* RHODES, AUSTIN & DRUCE; AUSTIN & ALDRIDGE, Lám. 1, fig. 12.
 1975 *Mestognathus bipluti* HIGGINS; HIGGINS, p. 62, Lám. 8, figs. 8, 10.
 1975 *Mestognathus* sp. HIGGINS, pp. 62, 63, Lám. 10, figs. 12, 13.
 1980 *Mestognathus bipluti* HIGGINS; SKOMPSKI & SOBOŃ-PODGÓRSKA, Lám. 5, figs. 12-14.
 1985 *Mestognathus bipluti* HIGGINS; VARKER & SEVASTOPULO, p. 198, Lám. 5.4, figs. 17, 18.
 1986 *Mestognathus bipluti* HIGGINS; VON BITTER, SANDBERG & ORCHARD, pp. 37-39, Lám. 1, figs. 9, 10, 13-15, 24, 25; Lám. 2, figs. 6, 7, 10-12; Lám. 3, figs. 6, 7, 10-12; Lám. 4, figs. 6, 7, 10-12; Lám. 19, figs. 6-10; Lám. 20, figs. 1, 2, 4, 7-10, 13; Lám. 21, figs. 1-10; Lám. 22, figs. 1-8; Lám. 23, figs. 4-10; Lám. 24, figs. 1-13; Lám. 25, fig. 10; Lám. 26, figs. 1, 2, 5-8; Lám. 27, figs. 1, 2, 5, 6, 8, 9; Lám. 28, figs. 1, 4, 6; Lám. 29, figs. 1-4, 7, 8.
 1987 *Mestognathus bipluti* HIGGINS; VON BITTER & PLINT, pp. 357, 358, fig. 4.4-4.6, 4.11, 4.12.
 1987 *Mestognathus bipluti* HIGGINS; DEAN, pp. 81, 82, Addendum, Lám. 3, fig. 9.
 1992 *Mestognathus bipluti* HIGGINS; KULAGINA, RUMYANTSEVA, PAZUKHIN & KOCHETOVA, Lám. XXXII, fig. 4.
 1993 *Mestognathus* sp. indet. DAVIES, AUSTIN & DAVIES, Lám. 2, figs. 8a-c.
 1996 *Mestognathus bipluti* HIGGINS; SKOMPSKI, Lám. 2, figs. 4, 5.
 1999 *Mestognathus bipluti* HIGGINS; SOMERVILLE, Lám. 9, figs. 2, 4, 5.
 1999 *Mestognathus bipluti* HIGGINS; SOMERVILLE & SOMERVILLE, Lám. 1, fig. 3.
 2005 *Mestognathus bipluti* HIGGINS; QI & WANG, Lám. 1, figs. 4, 7.
 2005 *Mestognathus bipluti* HIGGINS; MEDINA-VAREA, SARMIENTO, RODRÍGUEZ & CÓZAR, pp. 40, 42, Lám. 3, figs. 9a, b.
 ?2009 *Mestognathus bipluti* HIGGINS; GIBSHMAN, KABANOV, ALEKSEEV, GOREVA & MOSHKINA, Lám. 7, figs. 1-5.
 2009 *Mestognathus bipluti* HIGGINS; NIKOLAEVA, KULAGINA, PAZUKHIN, KOCHETOVA & KONOVALOVA, Lám. 3, fig. 13.
 2011 *Mestognathus bipluti* HIGGINS; NEMYROVSKA, WAGNER, WINKLER PRINS & MONTAÑEZ, Lám. 1, fig. 14.
 2014 *Mestognathus bipluti* HIGGINS; NEQQAZI, RAJI & BEN-FRIKA, Figs. 5.11, 5.12.

Descripción

Elemento pectiniforme carminiplanado constituido por una lámina “anterior” (en el lado “externo” del elemento), un parapeto “interno” (en el lado “interno” del elemento, y por una plataforma dividida en “interna” y “externa” debido a una carena que la atraviesa.

La lámina “anterior”, tanto en vista “oral” como “lateral interna” está formada por la lámina libre y por la lámina fija, definidas por la posición de la cúspide, la cual está incluida dentro de la lámina fija. La cúspide,

Material <i>Mestognathus bipluti</i>			
Capa	Sinestrales	Dextrales	Fragmentos
TZ2/3-2	1		
TZ2/4-1	2	2	1
Pc2402	1	1	1
TZ2/4-2		1	
Pc3864		1	
Pc3808			4
Pc2770			1
Pc2318		2	
ID2/8-2		1	
Capa N	1		

subtriangular, presenta un tamaño ligeramente mayor que el resto de denticulos, hasta 6 en formas adultas, aunque en formas gerontes el tamaño de la cúspide y los denticulos puede ser similar por acreción de láminas de apatito. Incluso, procesos como la abrasión pueden enmascarar el tamaño y morfología de cúspide y denticulos, siendo difícil distinguirlos. Cúspide y denticulos se inclinan “posteriormente”. Entre la lámina “anterior” y el parapeto “interno” se desarrolla una escotadura muy marcada, separando ambos elementos el primer cuarto de la parte “anterior” de este elemento P₁.

El parapeto “interno” tiene una forma espatulada característica y se extiende “anteriormente” casi hasta el mismo punto que el extremo “anterior” de la lámina libre. Tanto en vista “oral” como “lateral interna” se observan una serie de denticulos, hasta 3 en aquellos ejemplares enteros, dos de los cuales, más pequeños, se localizan “anteriormente” al denticulo de mayor tamaño de este parapeto.

La plataforma es grande, ocupa las 2/3 partes del elemento, encontrándose su máxima anchura hacia la parte “media” y “posterior” del elemento. La carena longitudinal, que está constituida por una serie de nódulos discretos, que en ejemplares adultos pueden fusionarse formando una cresta (generalmente en la parte “anterior” de ésta), presenta una posición central en la plataforma “posterior” para acercarse al lado “interno” o izquierdo de la plataforma y ascender por este lado hasta, en algunos ejemplares, alcanzar el extremo “anterior” del parapeto “interno”. Generalmente en ejemplares adultos y gerontes, aunque la carena asciende por el lado izquierdo del elemento, no llega a alcanzar el extremo del parapeto “interno”. La carena se extiende ligeramente más “posteriormente” que la plataforma. De esta forma, la carena separa la plataforma “interna” y “externa” así como los dos surcos adcarenales. La ornamentación de ambas plataformas se caracteriza por una serie de crestas y surcos muy desarrollados, que hacia los extremos “anterior” y “posterior” de ambas plataformas, está formada más bien por nódulos discretos. Las crestas se forman por el ensanchamiento de los

nódulos existentes en estados ontogenéticos tempranos. Los surcos adcarenales que deja la carena son dos, el principal a su derecha, excavado, y el secundario, a su izquierda y elevado. Los márgenes laterales de la plataforma son sinuosos.

En vista “lateral” se observa como el elemento es convexo. Una fósula basal, un margen basal regresivo y dos quillas secundarias caracterizan al elemento P₁. La fósula basal se localiza en la parte media “anterior” del elemento, es pequeña y subcircular. Se extiende como un surco estrecho por la parte media del margen basal regresivo hacia el extremo posterior del elemento y también por la parte media de este margen, pero el que rodea a las quillas secundarias, por lo menos por la primaria. Es poco frecuente observar el surco extendiéndose por la quilla secundaria. El margen basal recesivo lo forman las distintas láminas de acreción de apatito que se hacen visibles por la morfología “aboral” del elemento (fósula en lugar de cavidad basal). La quilla primaria se encuentra definida por la lámina libre, y la secundaria por el parapeto “interno”.

Discusión

Mestognathus bipluti HIGGINS se diferencia de *Mestognathus beckmanni* BISCHOFF por varios caracteres: (i) fundamentalmente, *M. bipluti* posee un parapeto “interno” espatulado con hasta 3 denticulos y que, “anteriormente” casi se extiende hasta el mismo punto que la lámina “anterior”, mientras que el de *M. beckmanni* es mucho más corto, no se extiende tan “anteriormente” como la lámina “anterior”, su terminación “anterior” es recta y abrupta y posee un único denticulo en el parapeto, aunque a veces, uno más pequeño puede estar presente; (ii) los denticulos de la lámina “anterior” suelen encontrarse mejor definidos en *M. beckmanni*, además de presentar una cúspide en posición “posterior” en la lámina fija muy desarrollada e inclinada “posteriormente” por lo que parece colgar por encima de la plataforma, (iii) la escotadura “anterior” en *M. bipluti* es más pronunciada que en *M. beckmanni* y (iv) la carena en *M. bipluti* aunque asciende por la plataforma “interna”, definiéndola, sustenta nódulos que pueden desaparecer antes del extremo “anterior” del parapeto “interno”, mientras que en *M. beckmanni*, es más común que los nódulos lo alcancen.

Mestognathus spp.

Elemento P₁

Lámina 6, Figura 23

Discusión

Se incluyen dentro de este grupo todos aquellos elementos P₁ en los que se reconocen las características del género, pero que debido a su estado de preservación, fundamentalmente por fracturación del parapeto interno, no se pueden adscribir a una especie

Material <i>Mestognathus</i> spp.			
Capa	Sinestrales	Dextrales	Fragmentos
TZ2/4-1	2		
Pc3864		1	2
Pc3808			4
AK1/2			1
AK1/3-2			2
AK1/3-3			1
AK1/4-1			1
AK1/7-1			4
Pc2769	1		
Pc2776			1
Pc2318		2	
ID2/8-2		1	
Pc2356			1
ID2/8-3	1		
Pc2358			2
Pc3364		1	

determinada. En algún otro caso, como en el del ejemplar ID2/8-3/218 (Lám. 6, Fig. 23), además de encontrarse su parapeto “interno” fracturado, es un ejemplar juvenil, donde los caracteres definitorios de la especie no se encuentran completamente desarrollados. VON BITTER *et al.* (1986) señalan que las diagnósis realizadas por ellos, como por otros autores de las 5 especies de mestognátidos se basan en las características observadas en ejemplares adultos, ya que en las formas juveniles, por ejemplo, especímenes de *M. beckmanni* y *M. bipluti* pueden ser muy similares. Otro aspecto que señalan estos autores y que se observa en este ejemplar, es que la fósula basal en ejemplares juveniles se encuentra más abierta, el margen basal recesivo es más abultado (pareciéndose a una cavidad basal, característica que los autores señalan que ha llevado a que ejemplares de *Mestognathus* fuesen identificados como *Cavusgnathus*) y una quilla muy desarrollada que se dirige de éste hacia la parte “posterior” del elemento, mientras que en adultos la fósula basal está más retraída en la parte central del elemento, el margen basal recesivo no es tan abultado sino que es más aplanado y la quilla muy poco conspicua.

Mestognathus? spp.

Elemento P₂
Lámina 6, figura 24

Descripción

Elemento pectiniforme angulado constituido por un proceso “anterior” y un proceso “posterior”. El ejemplar identificado como ID2/8-2/121 se encuentra fracturado observándose únicamente gran parte del proceso “ante-

Material <i>Mestognathus</i> ? spp. P ₂		
Capa	Sinestrales	Dextrales
TZ2/4-1	1	
Pc3808		1
ID2/8-2		1

rior” y una parte pequeña de la zona central donde se localizaría la cúspide. Esta zona se encuentra curvada. Los denticulos son alargados, con ápice subtriangular e inclinados “posteriormente”. La parte de barra del proceso está comprimida “lateralmente” y tiene una altura mayor que la de los denticulos.

La cavidad basal, en vista “aboral” es subovalada, alargada y estrecha y se continua en forma de surco por el margen “aboral” de ambos procesos.

Discusión

En la literatura hay diversos ejemplares similares al nuestro, algunos de ellos asignados al género *Mestognathus* como los ilustrados por METCALFE (1981. Lám. 19, fig. 6., ejemplar de *Ozarkodina macra* BRANSON & MEHL), SOMERVILLE (1999, Lám.9, figs. 6-8, elementos Pb vicariantes de *Mestognathus* spp.) y ARMSTRONG & PURNELL [1987, Lám. 3, fig. 5, ejemplar de *Mestognathus beckmanni* (BISCHOFF)]. Como aún se desconoce la composición del aparato conodontal de *Mestognathus*, asignamos este ejemplar a dicho género pero con dudas.

Familia *Spathognathodontidae* HASS, 1959

SWEET (1988) define a los representantes de esta familia como un grupo variable, plástico y con un amplio rango estratigráfico, que incluye además las formas ancestrales de los ozarkodínidos.

Posteriormente, autores como PURNELL & VON BITTER (1992) o REXROAD & VARKER (1992), y con la consolidación de la taxonomía multielemental, al realizar la revisión del género *Vogelgnathus* NORBY & REXROAD y la determinación del nuevo género *Synclidognathus* REXROAD & VARKER, respectivamente, eliminaron géneros morfotaxonómicos tradicionalmente incluidos dentro de esta familia por ser sus elementos P₁ de tipo spathognathodontiformes y determinaron que su familia era desconocida. PURNELL & VON BITTER (1992) se basaron en que para determinar relaciones filogenéticas supragenéricas, no sólo hay que considerar los elementos pectiniformes, que son los de mayor velocidad evolutiva (MERRILL *et al.* 1990), sino también los elementos ramiformes del aparato, más conservadores en cuanto a evolución se refiere. Muchos de los géneros incluidos tradicionalmente en esta familia presentaban en su aparato elementos que no eran de plataforma muy distintos unos de otros (i.e. los de *Lochriea* respecto a los de

Vogelgnathus o los apatognátidos que junto con los de *Spathognathodus scitulus* s.f. conforman el aparato de *Syncladognathus*), como con sus posibles ancestros. Al no quedar claras las relaciones filogenéticas entre ancestros y descendientes, así como entre los integrantes de esta familia bajo la nueva perspectiva de la taxonomía multielemental, PURNELL & VON BITTER (1992) prefirieron mantener como desconocida la familia a la que se adscribe el género *Vogelgnathus*. En el caso de *Syncladognathus* REXROAD & VARKER 1992, adoptaron una actitud similar, ya que al comprobar que *Sp. scitulus* y los apatognátidos carboníferos descritos hasta el momento, en realidad formaban parte del mismo aparato. Las relaciones presupuestas hasta ese momento para *Sp. scitulus* podrían diferir para el aparato multielemental de *Syncladognathus*.

Los primeros spathognathodontideos se conocen cerca de la base del Ordovícico extendiéndose hasta el Carbonífero (cf. SWEET, 1988).

Género *Lochriea* SCOTT, 1942

Especie tipo: *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL, 1941c).

1941c *Spathognathodus* BRANSON & MEHL, p. 98.

1942 *Lochriea* SCOTT, p. 298.

1970 *Paragnathodus* MEISCHNER (nom. nud.), p. 1173.

1975 *Paragnathodus* HIGGINS, p. 70.

1976 *Lochriea* SCOTT; NORBY, p. 146.

Diagnosis según SCOTT (1942), NORBY (1976) y SWEET (1988)

Aparato quince a seximembrado según NORBY (1976). Elemento P₁ carminiescafo spathognathodontiforme, formado por lámina libre, una plataforma subcircular a subrectangular y una carena en posición central. Elemento P₂ angulado (*Subbryantodus subaequalis* s.f. HIGGINS), elemento M dolobrado neoprionodontiforme (*Neoprioniodus montanaensis* s.f. SCOTT o *Neoprioniodus singularis* s.f. HASS), elemento S₀ alado de tipo hibbardélido (*Hibbardella pennata* s.f. REXROAD) y elementos S, referidos previamente por PURNELL *et al.* (2000) como “Sc” (S_{2/4}), bipennados de tipo hindeodélido (*Hindeodella germana* s.f. HOLMES). Tanto DEAN (1987) como SOMERVILLE (1999) ilustran un elemento “Sb” (posible S₁) de *Lochriea* sp. Todos los elementos, menos el elemento S₀ se encontrarían simétricamente pareados en el aparato conodontal. Los elementos ramiformes son vicariantes entre las distintas especies de *Lochriea*.

Discusión

SCOTT (1942), basándose en asociaciones naturales del Misisípico de Montana, fue el primero en describir un aparato completo de *Lochriea*, en concreto, el de la especie *L. montanaensis*. Sus cuatro elementos P₁, se

encuentran pareados y corresponden a láminas alargadas carminiescafo, cuya cavidad basal se expande con forma de copa hacia el extremo posterior. Considero que el aparato de *Lochriea montanaensis* estaba formado por 4 elementos “Pa”, 4 “Pb”, 4 “M” y 10 elementos “Sc”.

BRANSON & MEHL (1941c) describieron unos elementos P₁ muy similares a los anteriores procedentes de Oklahoma que denominaron como *Spathognathodus commutatus*.

NORBY (1976), fue quien a partir de asociaciones naturales, comprobó que *Lochriea montanaensis* y *Spathognathodus commutatus* pertenecían a una misma especie pero con un distinto grado de conservación, por lo que concluyó que *Lochriea* era la asignación genérica apropiada. Considero que el aparato estaría compuesto por 2 elementos “Pa”, 2 “Pb”, 2 “M”, 1 “Sa”, 6 “Scα” y 2 “Scβ”.

SKOMPSKI *et al.* (1995) realizaron un amplio estudio sobre las especies de *Lochriea* y sus rangos estratigráficos para analizar su potencial como marcadores bioestratigráficos de algunas de las especies más recientemente reconocidas. En su trabajo señalan que *L. montanaensis* SCOTT fue incluida por HIGGINS (1975) en el género *Paragnathodus*, quien lo propuso formalmente, aunque ya fuera propuesto y considerado *nomen nudum* por MEISCHNER (1970). Posteriormente, en la década de los 80 se consideró *Paragnathodus* como un sinónimo de *Lochriea* y que este último tenía prioridad.

Por lo general, como señalan SKOMPSKI *et al.* (1995) la distinción de las especies se ha realizado en función de la ornamentación de la plataforma. Las especies más antiguas de *Lochriea* como *L. cracoviensis* BELKA, *L. saharae* NEMYROVSKA, PERRET-MIROUSE & WEYANT y *L. commutata* (BRANSON & MEHL) carecen de ornamentación, pero a partir del Viseense superior, se registran las primeras formas ornamentadas como *L. mononodosa* RHODES, AUSTIN & DRUCE o *L. nodosa* (BISCHOFF) con uno o más nódulos en la plataforma.

En el Viseense superior a tardío, posterior a la aparición de *L. nodosa* y *L. mononodosa*, la ornamentación de la plataforma se vuelve cada vez más compleja en las especies más jóvenes de *Lochriea*: (i) el número de nódulos aumenta considerablemente (*L. multinodosa* WIRTH), (ii) se desarrollan crestas en lugar de nódulos en ambos lados de la plataforma que se pueden fusionar con la carena en la parte “posterior” de la plataforma o en su parte central como en *L. cruciformis* (CLARKE), y (iii) presencia de grandes nódulos formando crestas ya sea en la parte “posterior” de la plataforma o en la parte “anterior” o central de la misma (como observaron NEMYROVSKAYA *et al.*, 1994, al definir las especies *L. zieglerei* NEMYROVSKA, PERRET & MEISCHNER y *L. senckenbergica* NEMYROVSKA, PERRET & MEISCHNER, respectivamente).

Autores como HIGGINS (1975) señalaron la importancia de estas nuevas formas ornamentadas (en su caso, co-

mentarios sobre “*Paragnathodus*” *cruciformis*) y su posible valor bioestratigráfico, mientras otros como VON BITTER & NORBY (1994) cuestionaron el empleo de los grandes nódulos de la plataforma para definir especies de *Lochriea*. En función de todo lo anterior, SKOMPSKI *et al.* (1995) señalaron que las inconsistencias en cuanto a la determinación de las especies de *Lochriea* invalidaban su valor bioestratigráfico, por lo que propusieron una clave para la identificación de las distintas especies (Fig. 6.20).

PAZUKHIN & NEMIROVSKAYA (en KULAGINA *et al.*, 1992) propusieron dos nuevas especies, *Paragnathodus* (*Lochriea*) *monocostatus* y *Paragnathodus costatus* en las que los nódulos de *L. mononodosa* y *L. nodosa*, respectivamente, son sustituidos por 1 o 2 crestas. SKOMPSKI *et al.* (1995) indicaron que aunque las dos primeras formas podrían tratarse como dos especies distintas, formarían una serie morfológica con *L. mononodosa* y *L. nodosa*, por lo que serían variedades de las últimas.

En cuanto al origen de *Lochriea*, la opinión generalizada señalaba a *Bispathodus stabilis* como posible ancestro (MEISCHNER, 1970; HIGGINS, 1975; BELKA, 1985; MEISCHNER & NEMYROVSKA, 1999; STONE, 1991, NEMYROVSKA *et al.*, 2006). NEMYROVSKA *et al.* (2006) proponían que *Lochriea commutata* habría derivado de *Bispathodus stabilis* vía *Lochriea saharae*, mientras que *Lochriea cracoviensis* habría derivado directamente de *B. stabilis*, basándose en la presencia de formas intermedias entre *B. stabilis* y *L. cracoviensis* y *B. stabilis* y *L. saharae* en las colecciones de la Formación El Hariga (Valle de Saoura, Algeria) (Fig. 6.21A). ATAKUL-ÖZDEMİR *et al.* (2012) señalan que según este concepto, *Lochriea* sería un grupo polifilético y mencionan otras propuestas de relaciones evolutivas de *Lochriea*: (i) NORBY (1976), como hemos señalado anteriormente, sugería que *Lochriea commutata* y *Gnathodus symmutatus* podrían haber evolucionado de un ancestro similar casi simultáneamente, dando lugar, posteriormente a formas ornamentadas (*L. nodosa* y *L. mononodosa*, y *G. homopunctatus*, respectivamente); (ii) para SWEET (1988) *Lochriea* podría estar relacionado estrechamente con *Vogelgnathus*, e incluso ser congénéricos, y que junto con *Sweetognathus* formarían un grupo que habría derivado de *Bispathodus* [según lo planteado por BELKA (1985)]; (iii) para DZIK (1991), el posible ancestro de *Lochriea* estaría dentro de los Bactrognathidae junto con taxones como *Scaliognathus*, *Doliognathus*, *Staurognathus*, posibles descendientes de *Idioprioniodus* y, por último; (iv) DONOGHUE *et al.* (2008) consideran que sus análisis cladísticos apoyan parcialmente los resultados de SWEET (1988) en cuanto a que *Lochriea* formaría un clado con (*Sweetognathus* + *Clydagnathus*), pero no una relación tan cercana con *Vogelgnathus*, siendo los resultados incompatibles con lo propuesto por DZIK (1991).

En el trabajo de ATAKUL-ÖZDEMİR *et al.* (2012) los resultados obtenidos de los análisis cladísticos realizados para probar las relaciones filogenéticas y origen de *Lochriea*, como la hipótesis de NORBY (1976), ninguno de los 15 árboles obtenidos producían clados compatibles con

ninguna de las hipótesis sobre el origen y relaciones filogenéticas de *Lochriea* (ni con *B. stabilis* ni con *Protognathodus* o *Gnathodus*, géneros en los cuales también fue incluido), aunque apoyaban una relación estrecha entre *Lochriea* y *Sweetognathus* (SWEET, 1988) y *Clydagnathus* (DONOGHUE *et al.* 2008), resolviéndose *Lochriea* como un grupo hermano de (*Sweetognathus* + *Clydagnathus*) constantemente (Fig. 6.21B). En cuanto a “*Gnathodus*” *homopunctatus*, como ya señalamos, para ATAKUL-ÖZDEMİR *et al.* (2012) debería ser incluido dentro del género *Lochriea* al formar continuamente un clado con las especies de *Lochriea* incluidas en su análisis (*L. homopunctatus* (*L. commutata* + *L. saharae*), además de ser considerado su forma más primitiva (Fig. 6.21B).

Lochriea commutata (BRANSON & MEHL, 1941c)

Elemento P₁

Lámina 7, Figuras 1-7

- *1941c *Spathognathodus commutatus* n. sp. BRANSON & MEHL, p. 98, Lám. 19, figs. 1-4.
- 1942 *Lochriea montanaensis* SCOTT, p. 298, text-fig. 1c, Lám. 37, figs. 1-7; Lám. 38, figs. 1-4, 6, 7, 12; Lám. 39, figs. 1, 4, 7, 9; Lám. 40, figs. 13, 15, 19 (componente spathognátido).
- 1953 *Gnathodus inornatus* HASS, p. 80, Lám. 14, figs. 9-11.
- 1957 *Gnathodus commutatus commutatus* BRANSON & MEHL; BISCHOFF, p. 22, Lám. 4, figs. 2-6, 15.
- 1957 *Spathognathodus* cf. *Spathognathodus commutatus* BRANSON & MEHL; REXROAD, p. 38, Lám. 13, figs. 23, 24.
- 1958 *Spathognathodus* cf. *Spathognathodus commutatus* BRANSON & MEHL; REXROAD, p. 26, Lám. 16, fig. 8.
- 1960 *Spathognathodus commutatus* BRANSON & MEHL; CLARKE, p. 19, Lám. III, figs. 4, 5.
- 1961 *Gnathodus commutatus* (BRANSON & MEHL); REXROAD & BURTON, p. 1153, Lám. 139, figs. 1-3.
- 1961 *Gnathodus commutatus* var. *commutatus* (BRANSON & MEHL); HIGGINS, pp. 212, 213, Lám. 10, fig. 6, text-fig. 1a.
- 1962 *Gnathodus commutatus commutatus* (BRANSON & MEHL); HIGGINS, Lám. 2, fig. 22.
- 1964 *Gnathodus commutatus pellaensis* (YOUNGQUIST & MILLER); REXROAD & FURNISH, p. 671, p. 111, fig. 3.
- 1968 *Gnathodus commutatus* (BRANSON & MEHL); HIGGINS & BOUCKAERT; p. 30, Lám. 2, fig. 5.
- 1969 *Gnathodus commutatus* (BRANSON & MEHL); RHODES, AUSTIN & DRUCE, pp. 95, 96, Lám. 119, figs. 9a-12d.
- 1970 *Gnathodus commutatus commutatus* (BRANSON & MEHL); MARKS & WENSINK, p. 259, Lám. 3, figs. 1a, b.
- 1971 *Paragnathodus* COLLINSON, REXROAD & THOMPSON, fig. 1.
- 1971 *Gnathodus commutatus* (BRANSON & MEHL); COLLINSON, REXROAD & THOMPSON, fig. 8.
- 1973 *Gnathodus commutatus* (BRANSON & MEHL); AUSTIN & ALDRIDGE, Lám. 1, fig. 3; Lám. 2, fig. 10.
- 1974 *Gnathodus commutatus commutatus* (BRANSON & MEHL); MATTHEWS & THOMAS, Lám. 51, figs. 10, 11.
- 1975 *Paragnathodus commutatus* (BRANSON & MEHL); HIGGINS, pp. 70, 71, Lám. 7, figs. 7-9, 11, 13, 16, 20, 21.
- 1976 *Lochriea commutatus* (BRANSON & MEHL); NORBY, p. 146, Lám. 11, figs. 1-10, 12-14, 16.
- 1980 *Gnathodus commutatus* (BRANSON & MEHL); METCALFE, p. 304, Lám. 38, figs. 3, 4.

1.- Plataforma sin ornamentación		
a. lámina y carena estrechas	<i>Lochriea commutata</i>	A
b. lámina y carena expandidas formando crestas	<i>Lochriea cracoviensis</i>	B
c. lámina y carena estrechas, carena ligeramente curvada posteriormente y plataforma que no se desarrolla hasta el extremo "posterior" del elemento.	<i>Lochriea saharae</i>	C
d. plataforma asimétrica, oval a lanceolada alargada, con ambos márgenes convexos y, a veces con aspecto retorcido en vista "oral". En vista "lateral" su parte "anterior" es recta y la "posterior" se reclina "posteriormente".	<i>Lochriea scotiaensis</i>	D
2.- Plataforma con ornamentación escasa		
a. un nódulo, generalmente alargado en la plataforma "interna"	<i>Lochriea mononodosa</i>	E
b. un nódulo en cada plataforma	<i>Lochriea nodosa</i>	F
3.- Plataforma con ornamentación abundante (numerosos nódulos que pueden fusionarse formando crestas)		
a. nódulos pequeños en ambos lados de la plataforma, dispuestos subconcéntricamente cerca del centro de los márgenes; nódulos no fusionados con la carena	<i>Lochriea multinodosa</i>	G
b. nódulos grandes formando crestas elevadas y gruesas en la mitad "posterior" de la plataforma, no fusionados a la carena	<i>Lochriea zieglerei</i>	H
c. proyecciones elevadas y gruesas que suelen dividirse en unos pocos nódulos discretos, localizadas en la parte "anterior" o central de ambas plataformas, no fusionados a la carena	<i>Lochriea senckenbergica</i>	I
d. crestas desarrolladas en ambos lados de la plataforma formadas por nódulos fusionados a la carena en la mitad "posterior" o cerca de su mitad	<i>Lochriea cruciformis</i>	J



Figura 6.20.- Criterios para la determinación de las distintas especies de *Lochriea* basada en la clave propuesta por SKOMPSKI *et al.* (1995). Incluye una especie definida posteriormente, *Lochriea saharae* NEMIROVSKA, PERRET-MIROUSE & WEYANT, 2006. A) *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL), ilustración tomada de METCALFE (1980, lám. 38, fig. 4); B) *Lochriea cracoviensis* BELKA, ilustración tomada de PERRI & SPALETTA, lám. 2, fig. 11); C) *Lochriea saharae* NEMIROVSKA, PERRET-MIROUSE & WEYANT, ilustración tomada de NEMIROVSKA *et al.* (2006, lám. 1, fig. 11); D) *Lochriea scotiaensis* (GLOBENSKY), ilustración tomada de NEMIROVSKA (2005, lám. 8, fig. 6); E) *Lochriea mononodosa* RHODES, AUSTIN & DRUCE, ilustración tomada de SKOMPSKI *et al.* (1995, lám. 1, fig. 2); F) *Lochriea nodosa* BISCHOFF, ilustración tomada de SKOMPSKI *et al.* (1995, lám. 3 fig. 7); G) *Lochriea multinodosa* (WIRTH), ilustración tomada de SKOMPSKI *et al.* (1995, lám. 2, fig. 12); H) *Lochriea zieglerei* NEMIROVSKAYA, PERRET & MEISCHNER, ilustración tomada de SKOMPSKI *et al.* (1995, lám. 1, fig. 12); I) *Lochriea senckenbergica* NEMIROVSKAYA, PERRET & MEISCHNER, ilustración tomada de SKOMPSKI *et al.* (1995, lám. 2, fig. 5); J) *Lochriea cruciformis* (CLARKE), ilustración tomada de SKOMPSKI *et al.* (1995, lám. 3, fig. 10).

1980 *Paragnathodus commutatus* (BRANSON & MEHL); SKOMPSKI & SOBOŃ-PODGÓRSKA, Lám. 5, fig. 5.
 1981 *Gnathodus commutatus* (BRANSON & MEHL); METCALFE, pp. 21, 23, Lám. 7, figs. 6a-b, 7.
 1982 *Paragnathodus commutatus* (BRANSON & MEHL); BELKA, lám.1, fig. 1.
 p.1983a *Paragnathodus commutatus* (BRANSON & MEHL); METCALFE, Lám. 2, fig. 13 [sólo] [cop. METCALFE (1980)].
 1985 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); VARKER & SEVASTOPULO, p. 200, Lám. 5.5, figs. 11, 12.

1985 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); HIGGINS, p. 222, Lám. 6.3, fig. 10.
 1985 *Paragnathodus commutatus* (BRANSON & MEHL); BELKA, Lám. 11, figs. 7-8.
 1985 *Paragnathodus commutatus* (BRANSON & MEHL); WEYANT, Lám. 5, fig. 4.
 1985 *Paragnathodus commutatus* (BRANSON & MEHL); WEYANT & MASSA, p. 91, Lám. I, fig. 9.
 1985 *Paragnathodus commutatus* (BRANSON & MEHL); GRAYSON, DAVIDSON, WESTERGAARD, ATCHLEY, HIGH-

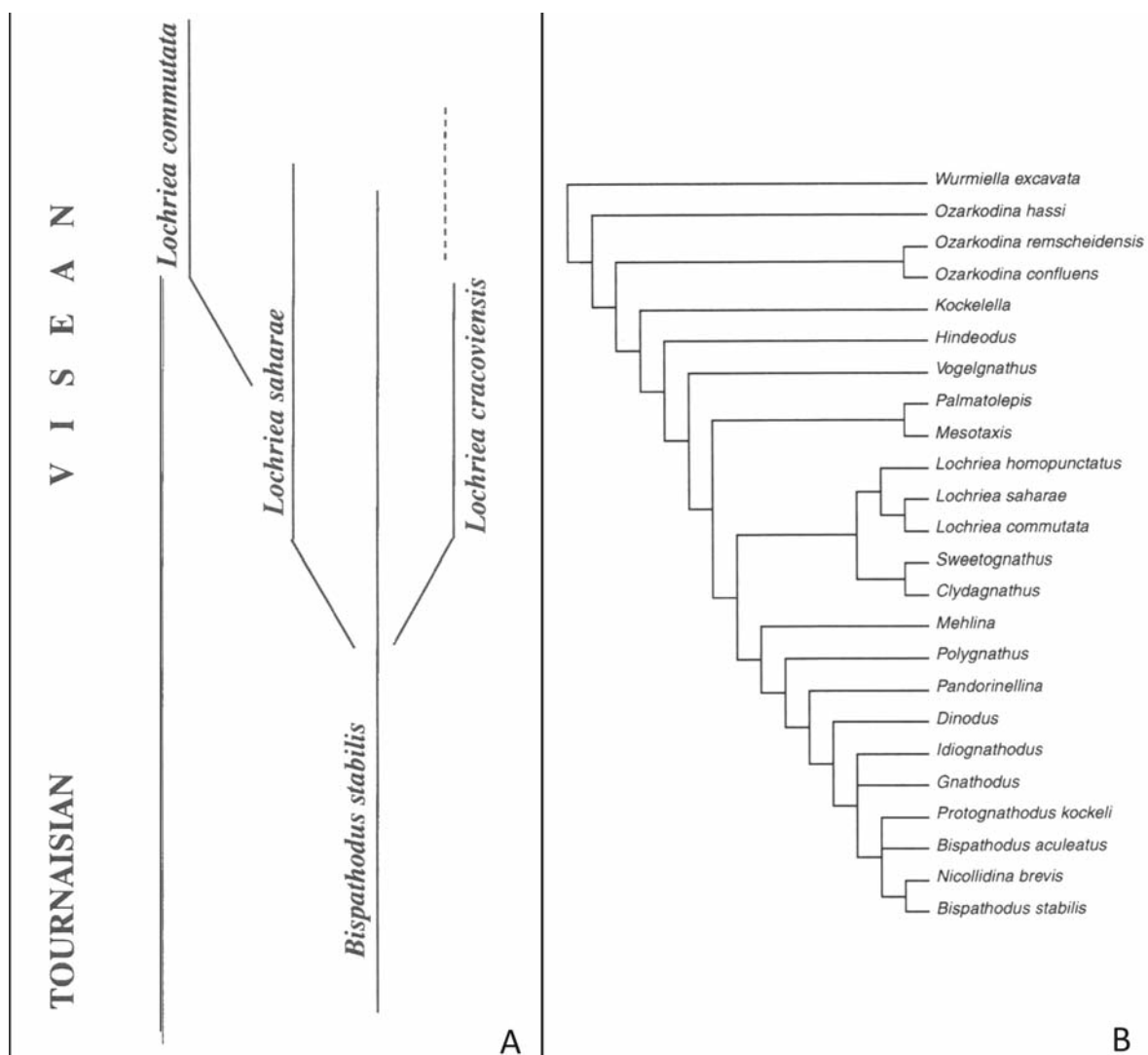


Figura 6.21.- A) Linaje hipotético de *Bispathodus stabilis*–*Lochriea saharae*–*Lochriea commutata* según NEMYROVSKA *et al.* (2006); B) Cladograma indicativo de las posibles hipotéticas relaciones filogenéticas entre las distintas especies de *Lochriea* obtenido mediante análisis cladísticos, según ATAKUL-ÖZDEMİR *et al.* (2012).

- TOWER, MONAGHAN & POLLARD, p. 169, Lám. 1, fig. 24; Lám. 2, fig. 19.
- 1986 *Lochriea commutatus* (BRANSON & MEHL); MAPES & REXROAD, Lám. 1, figs. 19, 20.
- 1987 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); DEAN, pp. 63-65, Lám. 6, figs. 1, 2.
- 1987 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); ARMSTRONG & PURNELL, Lám. 3, fig. 1.
- 1988 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); SWEET, pp. 111-113, Fig. 5.51 [fila inferior, 1^{er} elemento por la izquierda].
- 1990 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); REXROAD & HOROWITZ, pp. 508-510, Lám. 2, figs. 18-23.
- 1991 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); STONE, pp. 34-37, Lám. 4, figs. 6, 9.
- 1991 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); MENÉNDEZ-ÁLVAREZ, lám. 10, figs. 10, 12, 13; lám. 11, figs. 1.
- 1992 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); KULAGINA, RUMYANTSEVA, PAZUKHIN & KOCHETOVA, Lám. XXIX, figs. 1, 2.
- ?1992 *Paragnathodus* aff. *commutatus* (BRANSON & MEHL); NIGMADGANOV & NEMIROVSKAYA, Lám. 1, figs. 5.
- 1993 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); DAVIES, AUSTIN & DAVIES, Lám. 2, figs. 5a-c.
- 1993 *Paragnathodus commutatus* (BRANSON & MEHL); PERRET, p. 287, 288, Lám. C IX, figs. 1, 3, 4.
- 1994 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); VARKER, p. 310, Lám. 4, fig. 6.
- 1995 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); VARKER *en* SKOMSPKI *et al.*, Lám. 4, figs. 1-3.
- 1996 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); KRUMHARDT, HARRIS & WATTS, p. 46, Lám. 3, fig. 26.
- 1996 *Paragnathodus commutatus* (BRANSON & MEHL); RODRÍGUEZ CAÑERO & GUERRA-MERCHÁN, p. 244, Lám. II, figs. 7, 9.
- 1996 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); SOBOLEV & NAKREM, pp. 59, Lám. 1, fig. L.
- 1997 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); MIZUNO, pp. 251, 253, Figs. 11.8-11.10.
- 1998 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); BELKA & LEHMANN, Lám. 3, figs. 5, 6 (elementos “Pa”).
- 1999 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); MEISCHNER & NEMYROVSKA, Lám. 4, figs. 17, 20-22.
- 1999 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); NEMYROVSKA, p. 74.
- 1999 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); SOMERVILLE, Lám. 8, figs. 1-4.

- 1999 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); SOMERVILLE & SOMERVILLE, Lám. 1, fig. 19.
- 1999 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); BOŠIČ, p. 177, Lám. 3, fig. 10; Lám. 4, fig. 10.
- 2000 *Paragnathodus commutatus* (BRANSON & MEHL); O'DOGHERTY, RODRÍGUEZ-CAÑERO, GURSKY, MARTÍN-ALGARRA & CARIDROIT, figs. 2.28, 29.
- 2001 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); KULAGINA, PAZUKHIN, KOCHETKOVA, SINTSYNA & KOCHETOVA, Lám. 6, figs. 14, 15.
- 2002b *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); GARCÍA-LÓPEZ & SANZ-LÓPEZ, Lám. 5, fig. 1.
- 2002 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); MÉNDEZ, Lám. 1, fig. 3.
- 2003 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); WANG & QI, Lám. 1, fig. 23.
- 2005 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); QI & WANG, Lám. 1, fig. 6.
- 2005 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); NEMYROVSKA, Lám. 8, figs. 2, 7.
- 2005 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); BLANCO-FERRERA, GARCÍA-LÓPEZ & SANZ-LÓPEZ, p. 21, fig. 6.2, 6.3.
- 2006 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); NEMYROVSKA, PERRET-MIROUSE & WEYANT, Lám. 1, figs. 7, 15; Lám. 2, figs. 3, 4.
- 2008 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); KULLMANN, PERRET-MIROUSE & DELVOLVÉ, Lám. 10, figs. 21, 26; Lám. 11, fig. 11.
- 2009 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); GIBSHMAN, KABANOV, ALEKSEEV, GOREVA & MOSHKINA, Lám. 8, figs. 4-7.
- 2009 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); KABANOV, GIBSHMAN, BARSKOV, ALEKSEEV & GOREVA, Lám. 1, figs. 8-10.
- 2011 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); NEMYROVSKA, WAGNER, WINKLER PRINS & MONTAÑEZ, Lám. 2, figs. 1, 7, 11, 15.
- 2014 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); NEQAZI, RAJI & BENFRIKA, Figs. 5.1, 5.15, 5.18, 5.20.

Denominación morfotaxonómica: *Spathognathodus commutatus* BRANSON & MEHL, 1941c.

Descripción

Elemento pectiniforme carminiescafado formado por una lámina libre en posición “anterior” y una plataforma en posición “posterior”. La lámina libre es alargada y comprimida “lateralmente” con alrededor de 7 denticulos en ejemplares adultos, los cuales son subredondeados y de sección semicircular. En vista “oral” la lámina libre se continúa en la plataforma en forma de carena. En algunos ejemplares la carena se prolonga “posteriormente” más que la plataforma. Los nódulos de la carena son subredondeados y, especialmente en su parte posterior puede estar expandida. Los nódulos se caracterizan por una microestructura poligonal.

Tanto la carena como la plataforma se encuentran curvadas hacia el “interior” del elemento definiendo una plataforma “interna” y una “externa”. La morfología de la plataforma en general, es variable, siendo la más común subcircular. La plataforma “interna” puede desarrollar una

Material <i>Lochriea commutata</i>			
Capa	Sinestrales	Dextrales	Fragmentos
TZ2/2-3	1		
TZ2/3-2		1	
TZ2/4-1	88	84	
Pc2402	37	32	
TZ2/4-2	19	21	
Pc3864	6	4	2
Pc3808	11	9	
Pc3848	2	1	
AK1/2	1		
AK1/4-1		1	
AK1/7-1		1	
ID1/1-1		2	
ID1/1-2		1	
ID2/8-2	17	11	4
Pc2356	7	2	
ID2/8-3	21	9	2
Pc2358	2	2	
Capa N		1	

concavidad en su margen “lateral” hacia la parte “posterior” de ésta. La plataforma carece de ornamentación.

En vista “aboral” la cavidad basal es subcircular, amplia y con un surco que la atraviesa por su parte media y se prolonga por el margen “aboral” de la lámina libre.

Discusión

Los especímenes recuperados de *Lochriea commutata* se ajustan a los parámetros que permiten distinguir las diferentes especies de este género de la Figura 6.20.

Elemento P₂

Lámina 7, Figuras 8-11

- 1957 *Ozarkodina recta* REXROAD, p. 36, Lám. 2, figs. 5, 6.
- *1961 *Subbryantodus subaequalis* HIGGINS, pp. 218, 219, Lám. xii, fig. 15.
- 1968 *Subbryantodus subaequalis* HIGGINS; HIGGINS & BOUCK-AERT; p. 47, Lám. 3, figs. 1, 2.
- 1969 *Prioniodina subaequalis* (HIGGINS); RHODES, AUSTIN & DRUCE, p. 198, Lám. 28, figs. 1-4.
- 1970 *Ozarkodina subaequalis* (HIGGINS); MARKS & WENSINK, pp. 267, 268, Lám. 1, figs. 12, 13.
- 1975 *Subbryantodus subaequalis* HIGGINS; HIGGINS, pp. 74, Lám. 5, fig. 17.
- 1976 *Lochriea commutatus* (BRANSON & MEHL); NORBY, p. 150, Lám. 11, fig. 11, Lám. 12, figs. 9-13 (elemento O).
- ?1980 *Subbryantodus subaequalis* HIGGINS; METCALFE, p. 309, Lám. 37, fig. 20.
- 1981 *Subbryantodus subaequalis* HIGGINS; METCALFE, Lám. 19, fig. 7.

- 1987 *Lochriea* spp. non-platform elements DEAN, pp. 68, 69, Lám. 7, fig. 8.
- 1988 *Lochriea* elemento "Pb"; SWEET, fig. 5.51 [fila inferior 2º elemento por la izquierda].
- 1990 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); REXROAD & HOROWITZ, pp. 508-510, Lám. 2, figs. 10-12 (elemento "Pb").
- 1991 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); STONE, pp. 34-37, Lám. 4, fig. 14 (elemento "Pb").
- 1993 *Subbryantodus subaequalis* HIGGINS; DAVIES, AUSTIN & MOORE, Lám. 2, fig. 39.
- 1994 *Lochriea* sp. VARKER, p. 310, Lám. 4, figs. 11, 12 (elemento "Pb").
- 1998 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); BELKA & LEHMANN, Lám. 3, fig. 9 (elemento "Pb").
- 1999 Non-platform elements of *Lochriea* sp. SOMERVILLE, Lám. 8, figs. 10-14.
- 1999 *Lochriea* sp. SOMERVILLE & SOMERVILLE, Lám. 1, fig. 23.
- 2006 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); NEMYROVSKA, PERRET-MIROUSE & WEYANT, Lám. 2, figs. 5, 7, 14, 15 (elemento "Pb" vicariante entre *L. commutata*, *L. saharae* y *L. cracoviensis*).
- 2008 Éléments Pa/Pb KULLMANN, PERRET MIROUSE & DELVOLVÉ, Lám. 10, fig. 19 (non figs. 13, 18).
- 2012a P₂ elements of *Lochriea* SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA, fig. 4.11.

Material <i>Subbryantodus subaequalis</i> s.f.		
Capa	Sinestrales	Dextrales
TZ2/4-1	7	19
Pc2402	7	6
TZ2/4-2	6	6
Pc3864	1	
Pc3808	2	1
ID2/8-2	2	3
Pc2356	3	
ID2/8-3	7	5

Denominación morfotaxonómica: *Subbryantodus subaequalis* s.f. HIGGINS, 1961.

Descripción

Elemento ramiforme angulado formado por un proceso "anterior" cuya longitud es el doble que el proceso "posterior". En vista "lateral" ambos procesos forman un ángulo de 140° en la vertical.

Los procesos son de tipo barra y se encuentran comprimidos "lateralmente". Son rectos en su parte media pero los extremos "anterior" y "posterior" del elemento pueden estar curvados "internamente".

En la zona de unión de ambos procesos presentan de 2 a 3 denticulos de un tamaño ligeramente mayor al resto, pudiendo ser uno de ellos ligeramente mayor, actuando como cúspide. La morfología y número de denticulos pueden variar durante la ontogenia. En formas

adultas el máximo número de denticulos observado es de 16, mientras que en juveniles es de 9. Los denticulos en general, son alargados y comprimidos "lateralmente". Discretos en formas juveniles, pudiéndose fusionar por su base y sus márgenes en formas adultas. Los denticulos del proceso "anterior" son alargados y rectos, inclinándose "posteriormente" de forma progresiva hasta la zona de curvatura del elemento. En el proceso "posterior" los denticulos son más triangulares y su inclinación hacia la parte "posterior" y "aboral" del elemento es más marcada. En general, no tienen un tamaño uniforme, mostrando una heterogeneidad variable al analizar los distintos ejemplares.

Tanto en vista "lateral" como "aboral" se observa que bajo la zona de confluencia de los procesos se encuentra una cavidad basal subovalada y pequeña que se extiende en forma de surco por el margen basal de ambos procesos.

Discusión

DEAN (1987) pone en sinonimia *Subbryantodus stipans* s.f. REXROAD y *Subbryantodus subaequalis* s.f. En las colecciones de Marruecos, sólo se han recuperado elementos de esta última especie morfotaxonómica. La morfología de estas especies parece lo suficientemente diferenciada como para no considerarlas el mismo elemento P₂ de *Lochriea commutata*, siguiendo en este caso a autores como HIGGINS (1975). Aun así, cabe señalar que DEAN (1987) recuperó diversas especies de *Lochriea* en el Midland Valley de Escocia, e incluyó ambas especies morfotaxonómicas como elemento P₂ pero dentro del grupo de elementos vicariantes de *Lochriea* spp.

Elemento M

Lámina 7, Figuras 12-14

- 1942 *Lochriea montanaensis* SCOTT, p. 299, Lám. 39, fig. 9, Lám. 40, fig. 12.
- *1953 *Prioniodus singularis* HASS, p. 88, Lám. 16, fig. 4.
- 1957 *Prioniodus alatoidea* (COOPER); BISCHOFF, p. 45, Lám. 5, figs. 33, 34, 36.
- 1961 *Neoprioniodus singularis* (HASS); REXROAD & BURTON, p. 1155, Lám. 140, figs. 13, 14, 18.
- 1961 *Neoprioniodus singularis* (HASS); HIGGINS, Lám. 11, fig. 5.
- 1962 *Neoprioniodus singularis* (HASS); HIGGINS, Lám. 1, fig. 8.
- 1964 *Neoprioniodus singularis* (HASS); REXROAD & FURNISH, p. 674, p. 111, fig. 32.
- v1967 *Neoprioniodus singularis* (HASS); GLOBENSKY, p. 444, Lám. 55, figs. 23, 24.
- 1968 *Neoprioniodus singularis* (HASS); HIGGINS & BOUCKAERT, p. 45, Lám. 1, fig. 8.
- 1969 *Neoprioniodus montanaensis* (SCOTT); RHODES, AUSTIN & DRUCE, p. 160, Lám. 22, figs. 5a-8b.
- 1970 *Neoprioniodus montanaensis* (SCOTT); MARKS & WENSINK, pp. 266, 267, Lám. 1, figs. 9, 10.
- 1973 *Neoprioniodus montanaensis* (SCOTT); AUSTIN & ALDRIDGE, Lám. 1, fig. 10.
- 1973 *Neoprioniodus singularis* (HASS); AUSTIN & ALDRIDGE, Lám. 2, fig. 4.
- 1975 *Neoprioniodus singularis* (HASS); HIGGINS, p. 68, Lám. 3, fig. 11.

- 1976 *Lochriea montanaensis* (BRANSON & MEHL); NORBY, p. 153, Lám. 12, figs. 4, 7, 8, 14 (elemento N).
- 1980 *Neoprioniodus singularis* (HASS); METCALFE, p. 307, Lám. 37, fig. 15.
- 1981 *Neoprioniodus singularis* HASS; METCALFE, p. 47, Lám. 18, figs. 1-3.
- 1982 *Neoprioniodus singularis* (HASS); HIGGINS & VARKER, Lám. 19, fig. 15.
- 1982 *Gnathodus scotiaensis* GLOBENSKY; VON BITTER & PLINT-GEERL, pp. 200, 201, Lám. 6, fig. 20.
- 1985 *Neoprioniodus singularis* (HASS); VARKER & SEVASTOPULO, p. 202, Lám. 5.6, fig. 13.
- 1985 *Neoprioniodus singularis* (HASS); WEYANT, Lám. 6, figs. 21, 22.
- 1985 *Neoprioniodus singularis* (HASS); WEYANT & MASSA, Lám. III, figs. 5, 6.
- 1986 *Lochriea commutatus* (BRANSON & MEHL); MAPES & REXROAD, Lám. 1, figs. 22, 23.
- 1987 *Lochriea* spp. non-platform elements DEAN, pp. 69, 70, Lám. 7, fig. 7.
- 1988 *Lochriea* elemento M; SWEET, Fig. 5.51 [fila inferior, 3° elemento por la izquierda].
- 1990 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); REXROAD & HOROWITZ, pp. 508-510, Lám. 2, figs. 13-17.
- 1991 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); STONE, pp. 34-37, Lám. 4, fig. 13.
- 1992 *Lochriea* sp. PURNELL, p. 37, Lám. 6, fig. 13.
- 1993 *Neoprioniodus singularis* (HASS); DAVIES, AUSTIN & MOORE, Lám. 2, fig. 18.
- 1994 Cluster *Lochriea* sp. VARKER, Lám. 1, figs. 5, 6 (elemento M).
- 1994 *Lochriea* sp. VARKER, p. 310, Lám. 4, figs. 13, 14 (elemento M).
- 1996 *Lochriea commutata* SCOTT, DE *Neoprioniodus montanaensis* (SCOTT); SKOMPSKI, Lám. 4, fig. 12.
- 1996 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); KRUMHARDT, HARRIS & WATTS, p. 46, Lám. 3, fig. 27.
- 1998 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); BELKA & LEHMANN, Lám. 3, figs. 7, 8 (elementos "M").
- 1999 Non-platform elements of *Lochriea* sp. SOMERVILLE, Lám. 8, fig. 15.
- 1999 *Lochriea* sp. SOMERVILLE & SOMERVILLE, Lám. 1, fig. 22.
- 1999 *Neoprioniodus montanaensis* SCOTT; BOŠIĆ, Lám. 4, fig. 17.
- 2006 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); NEMYROVSKA, PERRET-MIROUSE & WEYANT, Lám. 2, figs. 8, 9 (elemento vicariante entre *L. commutata*, *L. saharae* y *L. cracoviensis*).
- 2008 Élément M (*Neoprioniodus*); KULLMANN, PERRET-MIROUSE & DELVOLVÉ, Lám. 8, fig. 5, Lám. 9, fig. 4.; Lám. 10, figs. 1, 4, 15.
- 2011 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); NEMYROVSKA, WAGNER, WINKLER PRINS & MONTAÑEZ, Lám. 2, figs. 9, 14.
- 2012a M elements of *Lochriea* SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA, fig. 4.9, 4.10.

Denominación morfotaxonómica: *Neoprioniodus singularis* s.f. (HASS, 1953).

Descripción

Elemento ramiforme dolobrado que presenta una cúspide, anticúspide y proceso "posterior".

Material <i>Neoprioniodus singularis</i> s.f.			
Capa	Sinestrales	Dextrales	Fragmentos
TZ2/4-1	19	26	
Pc2402	8	9	
TZ2/4-2	16	11	
Pc3864	2		
Pc3808	5	2	
Pc3848	1		
ID2/8-2	1	2	
Pc2356	2	3	
ID2/8-3	6	18	8
Pc2358		2	
ID2/8-4	1		

En vista "lateral" la cúspide es muy alargada y recta, con un ápice agudo y con márgenes "anterior" y "posterior" ligeramente afilados, con sección subovalada. De mayor tamaño que cualquiera de los denticulos del proceso "posterior", siendo hasta 3 veces mayor que el primer denticulo del proceso "posterior" (el más próximo a la cúspide).

La cúspide se continúa aboralmente, de forma que su margen "anterior" constituye el margen "anterior" de una anticúspide de tipo triangular, ligeramente cóncava en su parte "aboral", cuyo ápice "anterior" se proyecta hacia la parte "anterior"-respecto del elemento y que se encuentra curvada "internamente" respecto del proceso "posterior".

El proceso "posterior" es corto y en vista "lateral interna" se encuentra arqueado siendo su margen "aboral" muy cóncavo; está recurvado "internamente" hacia su extremo "posterior". El tamaño del proceso disminuye hacia el extremo "posterior" acabando en un ápice redondeado. Se encuentra comprimido "lateralmente". Presenta unos denticulos cuyo tamaño disminuye marcadamente en sentido "posterior" y cuyo número varía durante la ontogenia, de 7 en juveniles a 20 en algunos ejemplares adultos. Los dos a tres primeros denticulos, en situación "anterior" en el proceso y los más cercanos a la cúspide, son los de mayor tamaño, especialmente el adyacente a la cúspide. Éstos son alargados y estrechos, de sección subovalada a subcircular, se encuentran fusionados entre sí en la base volviéndose discretos hacia sus ápices. El primero de los denticulos además está fusionado con la cúspide, de hecho se origina a partir de ella. En formas juveniles, debido a un menor número de denticulos y menos láminas de apatito, los denticulos pueden ser discretos en gran parte de su longitud.

La cavidad basal se observa tanto en vista "lateral" como "aboral", localizándose debajo de la cúspide y el primer denticulo del proceso "posterior". Es de tipo triangular, y se prolonga por el margen "aboral" del pro-

ceso “posterior” en forma de surco y por el mismo margen de la anticúspide, estrechándose hacia el extremo “anteroaboral” de ésta.

Elemento S₀

Lámina 7, Figuras 15-17

- *1961 *Hibbardella pennata* HIGGINS, p. 213, Lám. 13, figs. 5, 6.
 1968 *Hibbardella pennata* HIGGINS; HIGGINS & BOUCKAERT; p. 36, Lám. 1, fig. 10.
 1969 *Hibbardella (Hibbardella) parva* RHODES, AUSTIN & DRUCE, pp. 114, 115, Lám. 25, figs. 21a, b.
 1975 *Hibbardella pennata* HIGGINS; HIGGINS, pp. 36, 37, Lám. 1, figs. 5, 6, 8.
 1980 *Hibbardella pennata* HIGGINS; METCALFE, p. 305, Lám. 37, fig. 11.
 1981 *Hibbardella pennata* HIGGINS; METCALFE, Lám. 14, figs. 1a, b, 4a, b.
 ?1986 *Lochriea commutatus* (BRANSON & MEHL); MAPES & REXROAD, Lám. 1, fig. 21.
 1987 *Lochriea* spp. non-platform elements DEAN, pp. 70, 71, Lám. 7, fig. 6.
 1988 *Lochriea* elemento “Sa”; SWEET, Fig. 5.51 (fila inferior, 1º elemento por la derecha).
 1990 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); REXROAD & HOROWITZ, pp. 508-510, Lám. 2, fig. 25.
 1994 *Lochriea* sp. VARKER, p. 310, Lám. 4, fig. 7 (elemento “Sa”).
 1999 Non-platform elements of *Lochriea* sp. SOMERVILLE, Lám. 8, figs. 16, 17 (Elemento “Sa”).
 2006 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); NEMYROVSKA, PERRET-MIROUSE & WEYANT, Lám. 2, fig. 10 (elemento “Sa” vicariante entre *L. commutata*, *L. saharae* y *L. cracoviensis*).
 p.2008 Élément S KULLMANN, PERRET MIROUSE & DELVOLVÉ, Lám. 10, fig. 6 (non figs. 8, 9, 11, 12)

Material <i>Hibbardella pennata</i> s.f.	
Capa	Nº ejemplares
TZ2/4-1	2
TZ2/4-2	3
ID2/8-3	3

Denominación morfotaxonómica: *Hibbardella pennata* s.f. HIGGINS, 1961.

Descripción

Elemento ramiforme alado con dos procesos “laterales” cortos y un proceso “posterior” alargado. Los procesos “laterales” se encuentran comprimidos “anteroposteriormente”; están separados en un ángulo de 120° en el plano horizontal y por un ángulo de aproximadamente 90°-100° en el plano vertical, en vista “anterior”. En vista “posterior” se observa que son ligeramente convexos hacia la parte “anterior” y se encuentran ligeramente inclinados “posteriormente” hacia su parte “aboral”. Son cortos y redondeados en su parte “aboral” y “lateral” con una parte basal amplia. Los denticulos, alargados, subredondeados y de ápice agudo, se encuen-

tran fusionados durante gran parte de su longitud, excepto su ápices. Al ser tan delicados, se encuentran fragmentados en su mayoría.

El proceso “posterior” es alargado, ligeramente sinuoso en vista “oral” y algo cóncavo en vista “aboral”. Presenta numerosos denticulos subredondeados de tamaño variable e inclinados “posteriormente”, como se observa en el ejemplar de la Lámina 7, Figura 17.

La cúspide se sitúa en la convergencia de los tres procesos y se suele encontrar fragmentada. Es alargada, subredondeada, comprimida “lateralmente” y, como mínimo, tres veces mayor que los denticulos de mayor tamaño de los procesos “laterales”. Se inclina “posteriormente”.

La cavidad basal se localiza debajo de la cúspide, en la parte “basal” donde confluyen ambos procesos. Es pequeña y se prolonga por el margen “aboral” del proceso “posterior” en forma de surco.

Elemento S₂₋₄

Lámina 7, Figuras 18, 19

- *1928 *Hindeodella germana* HOLMES, p. 25, Lám. 9, fig. 9.
 1942 *Lochriea montanaensis* SCOTT, Lám. 39, fig. 7, Lám. 40, fig. 18.
 1957 *Hindeodella germana* HOLMES; BISCHOFF, p. 27, Lám. 6, fig. 32.
 1957 *Hindeodella germana* HOLMES; LYS & SERRE, p. 1044, Lám. iii, fig. 27.
 1961 *Hindeodella germana* HOLMES; HIGGINS, Lám. x, fig. 12.
 1968 *Hindeodella germana* HOLMES; HIGGINS & BOUCKAERT, p. 36, Lám. 1, fig. 12.
 1969 *Hindeodella montanaensis* (SCOTT); RHODES, AUSTIN & DRUCE, pp. 123, 124, Lám. 28, figs. 21, 26.
 1975 *Hindeodella germana* HOLMES; HIGGINS, p. 38, Lám. 5, fig. 6.
 1976 *Lochriea commutatus* (BRANSON & MEHL); NORBY, p. 155, Lám. 12, figs. 1-3, 6 (elemento A_{1a}).
 1980 *Hindeodella mehli* ELIAS; METCALFE, p. 305, Lám. 37, fig. 8.
 1981 *Hindeodella mehli* ELIAS; METCALFE, p. 29, Lám. 15, fig. 3.
 1987 *Lochriea* spp. non-platform elements DEAN, p. 71, Lám. 7, fig. 9.
 1988 *Lochriea* elemento “Sc”; SWEET, Fig. 5.51 (fila inferior, 2º elemento por la derecha).
 1990 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); REXROAD & HOROWITZ, pp. 508-510, Lám. 2, fig. 24.
 1991 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); STONE, pp. 34-37, Lám. 4, fig. 12 (elemento “Sc₁”).
 1993 *Hindeodella germana* HOLMES; DAVIES, AUSTIN & MOORE, Lám. 2, fig. 29.
 1994 *Lochriea* sp. fused cluster VARKER, Lám. 1, figs. 5, 6 (elemento “Sc”).
 1994 *Lochriea* sp. VARKER, p. 310, Lám. 4, figs. 15, 17 (elemento “Sc”).
 1999 Non-platform elements of *Lochriea* sp. SOMERVILLE, Lám. 8, figs. 19, 20.
 1999 *Lochriea* sp. SOMERVILLE & SOMERVILLE, Lám. 1, fig. 24.
 non 2005 *Lochriea*? sp. MEDINA-VAREA, SARMIENTO, RODRÍGUEZ & CÓZAR, p. 30, Lám. 2, figs. 1a, b.
 2006 *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); NEMY-

ROVSKA, PERRET-MIROUSE & WEYANT, Lám. 2, figs. 11, 12 (elemento “Sb”, vicariante entre *L. commutata*, *L. saharae*, y *L. cracoviensis*).

Material <i>Hindeodella germana</i> s.f.		
Capa	Sinestrales	Dextrales
TZ2/4-1	11	15
Pc2402	1	4
TZ2/4-2		5
Pc3864	2	3
Pc3808	1	
ID2/8-2		1
Pc2356	1	1
ID2/8-3	9	6

Denominación morfotaxonómica: *Hindeodella germana* s.f. HOLMES, 1928.

Descripción

Elemento ramiforme bipennado con proceso “anterior” corto y proceso “posterior” alargado y recto. Parte del proceso “anterior” y la cúspide tienen una base bien desarrollada y comprimida “lateralmente”. El proceso “anterior” presenta varios denticulos de tamaño pequeño entre la cúspide y el primer denticulo de mayor tamaño del mismo. En este sector, el proceso se eleva “oralmente” desde la cúspide hacia el extremo del proceso “anterior” y se inclina hacia la parte “anterior”. Este proceso es cóncavo en vista “lateral interna”. Los denticulos están fusionados en casi toda su longitud, e incluso el más cercano a la cúspide se encuentra fusionado al margen “anterior” de ésta.

La cúspide es de gran tamaño respecto a los denticulos de ambos procesos, estrecha, curvada “posteriormente” y con una base bien desarrollada y amplia. Su sección es subcircular a subovalada. En la base del margen “posterior” de la cúspide se observan unos denticulos pequeños y con forma de aguja, fusionados entre sí, que se desarrollan por este margen y se continúan en el proceso “posterior”.

El proceso “posterior” es alargado y estrecho, encontrándose fragmentado en la mayoría de los ejemplares por lo que no se puede determinar un número concreto de denticulos. Se encuentra comprimido “lateralmente”. Los denticulos son pequeños, con forma de aguja e inclinados “posteriormente” en un ángulo aproximadamente de 45°.

En vista “lateral” y “aboral” se observa que la cavidad basal es estrecha, subelíptica y alargada y que se prolonga en forma de surco por el margen “aboral” de ambos procesos.

Lochriea spp.

(Elementos P₁)

Material <i>Lochriea</i> spp.		
Capa	Sinestrales	Dextrales
TZ2/4-1	23	15
Pc2402	4	5
TZ2/4-2		5
Pc3808	1	

Discusión

Se incluyen todos los elementos P₁ de *Lochriea* que debido a su estado de preservación no pueden asignarse a *Lochriea commutata* por no poder observarse sus caracteres diagnósticos, que en el caso de *L. commutata* es fundamentalmente la falta de ornamentación en su plataforma.

Familia indeterminada

En este grupo se incluyen aquellos géneros y sus especies que en morfotaxonomía estaban incluidos dentro de la familia Spathognathodontidae por presentar elementos P₁ de tipo spathognathodontiformes y que, posteriormente, con la introducción y desarrollo de la taxonomía multielemental, los autores que revisaron estos géneros (i.e. PURNELL & VON BITTER, 1992) llegaron a la conclusión que simplemente la presencia de un elemento P₁ spathognathodontiforme no era suficiente para establecer relaciones filogenéticas ni asignarlos distintivamente a una familia o género. Para PURNELL & VON BITTER (1992) la clave se encuentra también en el estudio de los elementos que no son de tipo plataforma, es decir, del resto de elementos que conforman el aparato de los spathognathoideos, más conservadores en cuanto a evolución se refiere (SWEET, 1988; MERRILL *et al.*, 1990). Cabe destacar que en el caso de los spathognathodontideos, los elementos distintos al P₁ difieren sustancialmente de un género a otro, siendo completamente diferentes los de *Lochriea* respecto de los de *Vogelgnathus* o *Synclidognathus*. Este no es el caso, por ejemplo, de los gnathodontideos, cuyos elementos que no son de plataforma son tan similares, que básicamente se incluyen dentro de la categoría de elementos vicariantes de *Gnathodus* spp. indicando por lo tanto, unas relaciones filogenéticas muy estrechas entre las diferentes especies. Como señalan PURNELL & VON BITTER (1992) para el caso de *Vogelgnathus*, es necesario un mayor conocimiento de la evolución y relaciones entre los elementos más conservadores en cuanto a evolución filogenética, así como de los elementos P₁ para conocer el origen y relaciones filogenéticas de este género. En la misma situación se encuentra el género *Synclidognathus*, al que REXROAD & VARKER (1992) no asignan a una familia determinada.

Género *Vogelgnathus* NORBY & REXROAD, 1985

Especie tipo: *Spathognathodus campbelli* REXROAD, 1957

1957 *Spathognathodus* REXROAD, p. 37.

1969 *Gnathodus* RHODES, AUSTIN & DRUCE, p. 107.

1976 *Pandorinellina* NORBY, p. 170.

1985 *Vogelgnathus* NORBY & REXROAD, p. 79.

1992 *Vogelgnathus* PURNELL & VON BITTER, pp. 316, 317.

Diagnosis según PURNELL & VON BITTER (1992)

Su aparato es seximembrado (NORBY & REXROAD, 1985; PURNELL & VON BITTER, 1992) cuando se encuentra completamente desarrollado y está constituido por elementos P₁ carminiescafiados (x2), elementos P₂ angulados o segminados (x2), elementos M angulados (x2), elemento S₀ alado (x1) y elementos S ("Sb" y "Sc") bipennados (x4).

Discusión

NORBY (1976) describió por primera vez a *Vogelgnathus* en términos multielementales como *Pandorinellina campbelli*. HOROWITZ & REXROAD (1982) a partir del estudio de una asociación natural muy completa observaron que el aparato conodontal era distinto del de *Pandorellina* del Devónico y que debía constituir un género diferente. El género *Vogelgnathus* fue establecido por NORBY & REXROAD (1985) basándose en asociaciones naturales de Montana y en elementos discretos de Illinois (E.E.U.U.). Designaron como especie tipo *Vogelgnathus campbelli* (REXROAD, 1957), que junto con *Vogelgnathus postcampbelli* (AUSTIN & HUSRI, 1974) estaban asignados al género morfotaxonomico *Spathognathodus* BRANSON & MEHL 1941c.

PURNELL & VON BITTER (1992) revisaron especímenes de *V. campbelli* y ejemplares atribuidos previamente a *Spathognathodus* (i.e. *Spathognathodus* n. sp. A, VON BITTER, 1976; VON BITTER & PLINT-GEBERL, 1982), que presentaban similitudes morfológicas con *Vogelgnathus campbelli* e incluso acompañados de elementos que no son de tipo plataforma similares a los de la especie tipo. Estudiando los ejemplares recuperados en Gran Bretaña y de las Provincias Marítimas de Canadá, determinaron cuatro nuevas especies de *Vogelgnathus* (*V. gladiolus*, *V. pesaquidi*, *V. kyphus* y *V. dhindsai*) y establecieron las relaciones filogenéticas de estas especies más las ya conocidas (*V. campbelli* y *V. postcampbelli*) a partir de la morfología y evolución tanto de los elementos que ocupan la posición P₁ como del resto de elementos del aparato conodontal de cada especie de *Vogelgnathus*.

Como señalan PURNELL & VON BITTER (1992) la especie más antigua sería *V. gladiolus* (Fig. 6.22). El límite inferior de este género en el Tournaisiense es dudoso porque aunque METCALFE (1981) registra elementos P₁ de "*Spathognathodus campbelli*" desde el Courceiense

(Tournaisiense superior), sólo ilustra un elemento P₁ que, como resaltan PURNELL & VON BITTER (1992), se aleja bastante del rango de variación morfológica de *V. campbelli*, especialmente en la denticulación de los procesos. REXROAD & HOROWITZ (1990) también dudaron en incluirlo en la sinonimia de *V. campbelli*. PURNELL & VON BITTER (1992) establecen la representación de este género desde por lo menos finales del Chadiense (Fig. 6.22). Respecto al origen de *V. gladiolus*, estos autores mantienen que aún permanece desconocido. Por la forma sencilla de los elementos de plataforma P₁, su origen para NORBY & REXROAD (1985) sería pedomórfico. Morfologías similares se reconocen en formas juveniles de géneros de ozarkodinideos, incluyendo *Gnathodus* como señalan PURNELL & VON BITTER (1992), género considerado por NORBY & REXROAD (1985) como el ancestro de *Vogelgnathus*, pero debido a la falta de conocimiento de la ontogenia del resto de elementos del aparato conodontal, así como de posibles progenitores, implica que el origen de *Vogelgnathus* aún sea desconocido (PURNELL & VON BITTER, 1992).

Vogelgnathus pesaquidi derivaría de *V. gladiolus* a principios del Arundiense (Viseense inferior) y según PURNELL & VON BITTER (1992) sería la especie de la cual gran parte de las restantes especies de *Vogelgnathus* habrían evolucionado. Así, *V. kyphus* y *V. dhindsai* se habrían originado, independientemente, de *V. pesaquidi* en distintas edades, finales del Arundiense y finales del Holkeriense, respectivamente, (Viseense medio) y en distintas áreas (el primero ausente en las Provincias Marítimas de Canadá, y el segundo en Gran Bretaña). Como señalan los autores, la similitud de los elementos P₁ de ambas especies probablemente representa convergencia más que descendencia lineal de *V. dhindsai* y de *V. kyphus*.

A finales del Arundiense también se habrían originado los primeros *V. campbelli* a partir de *V. pesaquidi* por peramorfosis, ya que elementos P₁ juveniles y pequeños presentan una morfología muy similar a los especímenes adultos del morfotipo I de *V. pesaquidi* (PURNELL & VON BITTER, 1992). Por último, estos autores opinan que debido a la similitud de los elementos P₁ de *V. campbelli* y *V. postcampbelli* así como de los posibles elementos P₂ y los elementos ramiformes, el segundo taxón se habría originado del primero a principios del Brigantiense (Viseense superior). En cuanto a su límite superior, también es dudoso, aunque PURNELL y VON BITTER (1992) señalan que llegan al Serpujoviense.

Nuevas especies de *Vogelgnathus* fueron definidas por NEMYROVSKA (2005) a partir de las asociaciones de conodontos de la sección de Triollo en la Zona Cantábrica. Esta autora reconoció 3 especies nuevas, *V. cantabricus*, *V. palentinus* y *V. triollensis*. La primera de estas especies posee un proceso "posterior" cóncavo con denticulos pequeños que no alcanzan el extremo "posterior" del elemento, ya que la cavidad basal se extiende más "posteriormente" que el proceso "poste-

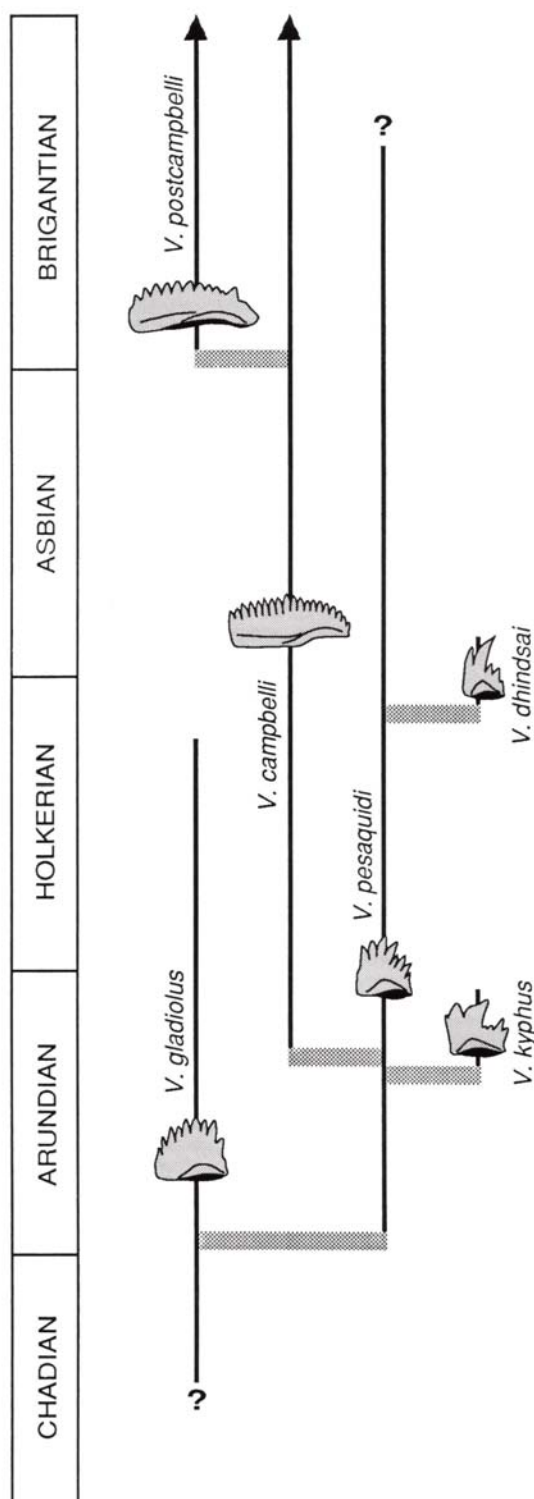


Figura 6.22.- Filogenia de *Vogelgnathus* NORBY & REXROAD según PURNELL & VON BITTER (1992).

rior”. *Vogelgnathus palentinus* es alargado, tiene un proceso “posterior” similar a una plataforma, cuya parte “posterior” se encuentra curvada y una cavidad basal estrecha y alargada con una constricción. Por último, *V. triollensis* es una forma pequeña, con una cavidad basal amplia que no se extiende más “posteriormente” que el proceso “posterior”, con el extremo distal del elemento levantado, y con una proceso “posterior” más largo que en *V. cantabricus*.

Vogelgnathus campbelli (REXROAD, 1957) (Elemento P₁)

Lámina 7, Figuras 20, 21; Lámina 8, Figuras 1-3

- *1957 *Spathognathodus campbelli* REXROAD, pp. 37, 38, Lám. 3, figs. 13-15.
- 1958 *Spathognathodus campbelli* REXROAD; REXROAD, p. 25, Lám. 6, fig. 9.
- 1960 *Spathognathodus pusillus* CLARKE, pp. 20, 21, Lám. III, figs. 10, 11.
- 1961 *Spathognathodus campbelli* REXROAD; REXROAD & BURTON, p. 1156, Lám. 141, fig. 15.
- 1962 *Spathognathodus campbelli* REXROAD; HIGGINS, Lám. 2, fig. 20.
- 1964 *Spathognathodus campbelli* REXROAD; REXROAD & FURNISH, p. 674, p. 111, figs. 23, 24.
- 1967 *Spathognathodus campbelli* REXROAD; GLOBENSKY, p. 447, Lám. 55, fig. 13, 20.
- 1969 *Spathognathodus* cf. *campbelli* REXROAD; RHODES, AUSTIN & DRUCE, p. 233, Lám. 8, figs. 1a-4c.
- 1970 *Spathognathodus campbelli* REXROAD; MARKS & WENSINK, p. 270, Lám. 4, figs. 9, 10.
- 1971 *Spathognathodus campbelli* REXROAD; COLLINSON, REXROAD & THOMPSON, fig. 8.
- 1975 *Spathognathodus campbelli* REXROAD; HIGGINS, p. 73, Lám. 10, fig. 11.
- 1980 *Spathognathodus campbelli* REXROAD; METCALFE, pp. 308, 309, Lám. 38, fig. 13.
- 1981 *Spathognathodus campbelli* REXROAD; METCALFE, p. 41, Lám. 8, fig. 5.
- v1982 *Spathognathodus campbelli* REXROAD; VON BITTER & PLINT-GEERL, p. 200, Lám. 5, figs. 10, 11, 20, 21.
- 1983b *Spathognathodus campbelli* REXROAD; METCALFE, Lám. 1, figs. 1-3.
- 1985 New genus n. sp. REXROAD & MERRILL, Lám. 1, figs. 3-6.
- ?1985 “*Spathognathodus*” sp. A BELKA, Lám. 15, fig. 1.
- 1985 ‘*Spathognathodus*’ *campbelli* REXROAD; HIGGINS, p. 218, Lám. 6.1, fig. 6.
- ?1986 *Vogelgnathus* n. sp. MAPES & REXROAD, Lám. 1, figs. 16-18.
- 1987 *Vogelgnathus campbelli* (REXROAD); VON BITTER & PLINT, p. 359, fig. 4.9, 4.10.
- 1987 *Vogelgnathus campbelli* (REXROAD), DEAN, pp. 61, 62, Lám. 6, figs. 1, 2.
- 1990 *Vogelgnathus campbelli* (REXROAD); REXROAD & HOROWITZ, pp. 511, 512, Lám. 2, figs. 3-5.
- 1991 *Vogelgnathus* cf. *campbelli* (REXROAD); STONE, pp. 38, 39, Lám. 4, figs. 7, 8.
- p.1992 *Vogelgnathus campbelli* (REXROAD); PURNELL & VON BITTER, pp. 317, 318, figs. 4.1, 2, 4 [sólo]
- 1993 *Vogelgnathus campbelli* (REXROAD); PERRET, p., Lám. C II, figs. 19-21.
- 1997 *Vogelgnathus campbelli* (REXROAD); MIZUNO, pp. 251, 253, Fig. 11.7.
- 1999 *Vogelgnathus campbelli* (REXROAD); MEISCHNER & NEMYROVSKA, Lám. 4, fig. 15.
- 1999 *Vogelgnathus campbelli* (REXROAD); SOMERVILLE, Lám. 11, figs. 1-5.
- 1999 *Vogelgnathus campbelli* (REXROAD); SOMERVILLE & SOMERVILLE, Lám. 1, fig. 12.
- 2005 *Vogelgnathus campbelli* REXROAD; NEMYROVSKA, pp. 46, 47, Lám. 1, figs. 1, 2, 4, 5, 9.
- 2008 *Vogelgnathus campbelli* NORBY & REXROAD; KULLMANN, PERRET MIROUSE & DELVOLVÉ, Lám. 8, figs. 1, 3.
- 2009 *Vogelgnathus campbelli* (REXROAD); KABANOV, GIBSHMAN, BARSKOV, ALEKSEEV & GOREVA, Lám. 3, figs. 9, 10.

Material <i>Vogelgnathus campbelli</i>		
Capa	Sinestrales	Dextrales
Pc2402	1	
ID1/5-3		1
ID2/8-2	1	
Pc2356	1	1
ID2/8-3	4	1

Descripción

Elemento pectiniforme carminiescafo que cuya longitud es mayor que su anchura. Posee aproximadamente unos 20 denticulos, que en vista “lateral” son alargados, de punta triangular y discreta. Los centrales tienen aproximadamente el mismo tamaño excepto por los primeros de la lámina “anterior” y los últimos de la lámina “posterior” que son más pequeños. Los denticulos son aproximadamente rectos excepto los más cercanos a la parte distal de la lámina “posterior” que se inclinan “posteriormente”. La cúspide tiene un tamaño ligeramente mayor al resto de los denticulos y se sitúa en posición ligeramente “posterior” a la mitad del elemento. Presenta un surco longitudinal en el lateral de la lámina anterior que se difumina hacia la lámina “posterior”, que es paralelo a los márgenes “oral” y “aboral” del elemento. En la lámina “anterior” también suelen observarse una serie de nódulos dispuestos al azar (Lám. 8, Figs. 1-3).

En vista “aboral” la cavidad basal es lanceolada y alargada, ocupa aproximadamente desde un tercio a la mitad del margen “aboral” del elemento y sus expansiones “laterales” se encuentran poco desarrolladas.

Discusión

Como señalan PURNELL & VON BITTER (1992) *Vogelgnathus campbelli* se diferencia de *V. postcampbelli* en que (i) el primero tiene aproximadamente 20 denticulos y el segundo de 10 a 15; (ii) *V. campbelli* tiene una cúspide ligeramente mayor que los denticulos adyacentes y en *V. postcampbelli* la cúspide es similar a los denticulos adyacentes; (iii) la cavidad basal en *V. postcampbelli* es mayor (la mitad a dos tercios de la longitud total del elemento); y en que (iv) los últimos denticulos de la lámina “posterior” son pequeños aunque distinguibles en *V. campbelli* mientras que en *V. postcampbelli* los últimos 2 a 4 denticulos son muy pequeños a prácticamente indistinguibles.

Género *Synclidognathus* REXROAD & VARKER 1992

Especie tipo: *Prioniodus geminus* HINDE, 1900.

Morfotaxonomía

- 1900 *Polygnathus* HINDE, p. 343.
1900 *Prioniodus* HINDE, p. 344.

- 1963 *Synclidognathus* SCATTERDAY en REXROAD & VARKER (1992), p. 166.
1967 *Apatognathus*? VARKER, p. 128.

Taxonomía multielemental

- 1988 *Hindeodus* SWEET, pp. 115.
1991 *Hindeodus*? STONE, pp. 13.
1992 *Synclidognathus* REXROAD & VARKER, p. 166.

Diagnosis según REXROAD & VARKER (1992) y PURNELL (1992)

Género quinquemembrado a septimembrado (REXROAD & VARKER, 1992), compuesto por: elemento P₁ spathognathodontiforme (carminado), *Spathognathodus scitulus* s.f. (HINDE); elemento P₂ ozarkodiniforme (angulado), *Ozarkodina laevipostica* s.f. REXROAD & COLLINSON, y elementos S, apatognathodontiformes (¿digirados? a alados, aunque para PURNELL (1992) son bipennados), *Apatognathus? scalena* s.f. VARKER, *A.? petila* s.f. VARKER, *A.? cuspidata* s.f. VARKER, *A.? chaulioda* s.f. VARKER, *A. porcata* s.f. (HINDE) y *A.? librata* s.f. VARKER o *A. gemina* s.f. (HINDE) dependiendo de la especie. Uno de los elementos S puede actuar como elemento M, aunque no se ha distinguido todavía de los otros elementos S (REXROAD & VARKER, 1992).

Discusión

HINDE (1900) en su estudio de las calizas carboníferas del Midland Valley de Escocia, registró una fauna de conodontos en la que se incluían nuevas especies como *Polygnathus scitulus* HINDE, *Prioniodus geminus*. HINDE y *Prioniodus porcatus* HINDE. PURNELL (1992) menciona que BRANSON & MEHL (1934) erigieron *Apatognathus* como un género monotípico para conodontos con una morfología muy determinada: una cúspide apical y dos procesos denticulados, paralelos o ligeramente divergentes. CLARKE (1960) redescubrió los ejemplares de HINDE (1900) y los reasignó al género *Apatognathus* BRANSON & MEHL. En 1963 REXROAD & COLLINSON describieron 4 especies pertenecientes a 3 géneros a partir de la fauna recuperada de la Caliza St. Louis (Merameciense) de E.E.U.U.: *Spathognathodus scitulus* s.f. (HINDE); *Ozarkodina laevipostica* s.f. REXROAD & COLLINSON; y *A.? gemina* (HINDE); *A. porcata* (HINDE). VARKER en 1967 a partir de material de las Series Yoredale de Gran Bretaña, describió nuevos elementos apatognathodontiformes a los que adscribió con dudas al género *Apatognathus*?: *A.? chaulioda* VARKER, *A.? cuspidata*. VARKER, *A.? librata* VARKER, *A.? scalena* y *A.? petila* VARKER.

SCATTERDAY (1963), como señalan REXROAD & VARKER (1992), indicó en su tesis que los elementos apatognathodontiformes recuperados de la Caliza Maxville (Misisípico) en Ohio (E.E.U.U.) no pertenecían al mismo género que los elementos devónicos de *Apatognathus*, además de sugerir que elementos con distintas morfologías pertenecían a un mismo animal. Fue este autor quien propuso para este nuevo grupo de elementos

apatognathodontiformes del Carbonífero el nombre *Synclidognathus*. SCOTT & COLLINSON (1961) y VARKER (1967) señalaron que tanto en el Devónico como en el Misisípico se recuperaron elementos apatognathodontiformes, pero que se encontraban ausentes a principios del Misisípico. Al igual que SCATTERDAY (1963), otros autores consideraron a los apatognathodontiformes del Devónico como un grupo distinto de los del Carbonífero, estimaron que eran homeomorfos (REXROAD & COLLINSON, 1963; VARKER, 1967) que deberían ser asignados a un género diferente. Para NICOLL (1980) los elementos de *Apatognathus* del Devónico y los del Carbonífero formaban dos aparatos completamente distintos.

AUSTIN & RHODES (1969) describieron un cluster constituido por *Spathognathodus scitulus* s.f. (HINDE) y 4 apatognathodontidos. Diversos autores (REXROAD & THOMPSON, 1979; NICOLL, 1980; VON BITTER & PLINT-GEERL, 1982; y VON BITTER *et al.*, 1986) señalaron que en sus estudios las especies morfotaxonómicas *Spathognathodus scitulus* (HINDE), *Ozarkodina laevipostica* REXROAD & COLLINSON y varias especies de *Apatognathus* presentaban una relación biológica compleja, y que probablemente, formarían parte del mismo aparato conodontal. REXROAD & THOMPSON (1979) sugirieron que el aparato conodontal de "*Apatognathus*" *scitulus* estaría formado por *Spathognathodus scitulus* s.f. (HINDE), *Ozarkodina laevipostica* s.f. REXROAD & COLLINSON; *Apatognathus porcatus* s.f. (HINDE); y *A. scalenus* s.f. VARKER, mientras que para NICOLL (1980) y DEAN (1987) los elementos apatognathodontiformes de este aparato serían *A. geminus* s.f. (HINDE) y *A. porcatus* s.f. (HINDE). PURNELL (1992) consideró como componentes del aparato conodontal de "*Apatognathus*", "*Apatognathus*" *cuspidatus* s.f. VARKER, *Spathognathodus scitulus* s.f. (HINDE) ("Pa"), *Ozarkodina laevipostica* s.f. REXROAD & COLLINSON ("Pb"), *Apatognathus? libratus* s.f. ("Sa"), *A.? cuspidata* s.f. ("Sb") y *A.? petila* s.f. ("Sc"). Señaló además, que los elementos S podrían formar una serie de transición simétrica [previamente sugerido por REXROAD & THOMPSON (1979) y SWEET, (1988)] de forma que la notación empleada en su momento, "Sa", "Sb" y "Sc" indicaría un aumento creciente de la asimetría basada en el recurvamiento e inclinación de los procesos.

REXROAD & VARKER (1992) observaron que algunos de los elementos anteriormente mencionados procedentes de la Caliza St. Louis correspondían en realidad, a un único género, *Synclidognathus* REXROAD & VARKER 1992. Estos autores determinaron que este género presentaba siete elementos, lo que concuerda con las asociaciones estudiadas en Gran Bretaña por VARKER (1967), de las que la mayoría de los elementos fueron descritos originalmente. Mencionan además, que aunque los elementos S sean homeomórficos con los elementos discretos del género *Apatognathus* del Devónico, la composición de estas dos asociaciones es muy distinta.

REXROAD & VARKER (1992) consideraron que *Synclidognathus* no era un género monoespecífico de-

bido a que (i) en la caliza St. Louis *Apatognathus geminus* s.f. se encontraba representado pero no estaba *A. libratus* s.f., mientras que en la caliza Maxville sucedía lo contrario, y a que (ii) en las Series de Yoredale en Gran Bretaña *A. geminus* s.f. y *A. libratus* s.f. presentaban distintos rangos estratigráficos. Para REXROAD & VARKER (1992) esta evidencia sugería que las dos especies morfotaxonómicas eran mutuamente excluyentes y que deberían pertenecer a dos especies multielementales distintas: *Synclidognathus geminus* (HINDE) que incluye a *A. geminus* s.f. (HINDE, 1900) y *Synclidognathus libratus* (VARKER, 1967) que incluye a *A. libratus* s.f. (VARKER). Como señala PURNELL (1992), en el caso del aparato de *Synclidognathus*, los elementos S, generalmente los más conservadores en la mayoría de los aparatos conodontales de los distintos géneros (MERRILL *et al.*, 1990), serían los que han experimentado mayores cambios evolutivos, mientras que los P₁ y P₂ serían los que más lentamente habrían evolucionado (en contra de lo observado por MERRILL *et al.* 1990).

REXROAD & THOMPSON (1979), consideran que aunque *Spathognathodus scitulus* s.f. y *Spathognathodus cristula* s.f. presentan una morfología general muy similar difieren en su cavidad basal pequeña y localizada en la parte media del margen "basal" en el primero y amplia y desarrollada por gran parte del margen "basal" en el segundo. Este aspecto junto con el hecho de que sus aparatos están compuestos por elementos completamente distintos sugieren que *S. scitulus* s.f. podría haber evolucionado de *Spathognathodus? abbreviatus* a finales del Kinderhookiense y por lo tanto que *S. scitulus* s.f. y *S. cristula* s.f., aunque podrían haber evolucionado de un ancestro común, representarían linajes separados (Fig. 6.8).

Al no conocerse asociaciones naturales en las que se encuentre representado el aparato conodontal de este género multielemental, no se puede emplear la notación biológica ni los términos descriptivos desarrollados por PURNELL *et al.* (1992). Debido a esto, en la descripción de los elementos se sigue la terminología empleada por VARKER (1967) y PURNELL (1992).

Synclidognathus libratus (VARKER, 1967)

Elemento S (posiblemente "S₀")

Lámina 8, Figuras 4, 5

- p.v1967 *Apatognathus porcatus* (HINDE); GLOBENSKY, p. 438, Lám. 56, fig. 24 [sólo].
 *1967 *Apatognathus? libratus* VARKER; pp. 134-135, Lám. 18, figs. 3, 6, 8, 9, 12, 13.
 1969 *Apatognathus* cf. *libratus* VARKER, RHODES, AUSTIN & DRUCE, pp. 75, 76, Lám. 20, figs. 8a. b.
 1980 *Apatognathus libratus* VARKER; METCALFE, p. 300, Lám. 37, fig. 4.
 1981 *Apatognathus libratus* VARKER; METCALFE, Lám. 13, figs. 1, 2.
 1982 *Apatognathus libratus* VARKER; HIGGINS & VARKER, p. 157, Lám. 19, fig. 12.

- 1985 '*Apatognathus*' *libratus* VARKER; VARKER & SEVASTOPULO, p. 198, Lám. 5.4, figs. 8-11.
 1987 '*Apatognathus*' *libratus* (VARKER); ARMSTRONG & PURNELL, Lám. 1, fig. 2.
 1987 '*Apatognathus*' spp. DEAN, pp. 97, 98, Lám. 9, fig. 7.
 1988 *Hindeodus scitulus* (HINDE); SWEET, pp. 115, 116, Fig. 5.54, (elemento "Sa", 3ª fila, 1º elemento por la derecha).
 1992 '*Apatognathus*' *cuspidatus* VARKER; PURNELL, pp. 41, 42, Lám. 8, figs. 4, 5.
 1992 *Syncladognathus libratus* (VARKER); REXROAD & VARKER, p. 168, figs. 3.11-3.14.
 1993 *Syncladognathus libratus* (VARKER); DAVIES, AUSTIN & MOORE, Lám. 2, fig. 23.
 1996 *Syncladognathus geminus* (HINDE); SKOMPSKI, p. 212, Lám. 5, figs. 3, 8.
 1999 *Syncladognathus geminus* (HINDE); SOMERVILLE, Lám. 10, fig. 9.
 2005 *Syncladognathus* spp. MEDINA-VAREA, SARMIENTO, RODRÍGUEZ & CÓZAR, pp. 37, 38, Lám. 3, fig. 15 [sólo].

Material <i>Syncladognathus libratus</i>	
Capa	Nº ejemplares
ID2/8-2	2
ID2/8-3	1

Denominación morfotaxonómica: *Apatognathus?* *librata* VARKER, 1967.

Descripción

Elemento ramiforme alado simétrico con procesos que divergen en un ángulo de 45°-50°. Ambos procesos en vista "interna" se desarrollan "aboralmente", son rectos, comprimidos "lateralmente", su tamaño disminuye "aboralmente" y se inclinan de forma progresiva hacia la parte "distal". Los denticulos de ambos procesos también son similares en tamaño y morfología (subtriangular), uniformes, y se reclinan "internamente". La cúspide presenta la misma morfología que la de los denticulos y se distingue por ser ligeramente mayor en tamaño. Sus márgenes pueden ser aquillados. La parte basal de ambos procesos presenta un surco que se desarrolla desde su confluencia hacia los extremos de éstos, que deja una zona abultada hacia los denticulos y una zona comprimida "anteroposteriormente" hacia el margen basal.

En vista "aboral", la cavidad basal es pequeña y circular, situándose bajo la cúspide y se continúa como un surco estrecho por el margen basal de los procesos.

Syncladognathus spp.

Elemento P₁

Lámina 8, Figuras 6-8

- *1900 *Polygnathus scitulus* HINDE, p. 343, Lám. 9, figs. 9, 11.
 1960 *Spathognathodus scitulus* (HINDE); CLARKE, pp. 21, 22, Lám. III, figs. 12, 13.

- 1963 *Spathognathodus scitulus* (HINDE); REXROAD & COLLINSON, p. 20, Lám. 2, figs. 14, 19, 29-31.
 1967 *Spathognathodus scitulus* (HINDE), GLOBENSKY, p. 447, Lám. 56, figs. 7, 17, 21.
 1969 *Spathognathodus scitulus* (HINDE); RHODES, AUSTIN & DRUCE, p. 132, Lám. 8, figs. 9c—1d.
 1971 *Spathognathodus scitulus* (HINDE); COLLINSON, REXROAD & THOMPSON, fig. 7.
 1980 *Spathognathodus scitulus* (HINDE); METCALFE, Lám. 38, fig. 7.
 1981 *Spathognathodus scitulus* (HINDE); METCALFE, Lám. 8, figs. 4a, b.
 1982 *Spathognathodus scitulus* (HINDE); HIGGINS & VARKER, Lám. 19, fig. 14.
 v1982 *Spathognathodus scitulus* (HINDE); VON BITTER & PLINT-GEERL, p. 200, Lám. 6, figs. 1-3.
 1983b *Spathognathodus scitulus* (HINDE); METCALFE, Lám. 1, figs. 4, 5.
 1985 '*Spathognathodus*' *scitulus* HINDE; BELKA, Lám. 15, fig. 2.
 1985 *Spathognathodus scitulus* (HINDE); HUSRI & AUSTIN, Lám. 1, fig. 17.
 1987 *Hindeodus?* *scitulus* (HINDE); VON BITTER & PLINT, p. 359, fig. 4.1.
 1987 *Hindeodus scitulus* (HINDE); ARMSTRONG & PURNELL, Lám. 2, fig. 15.
 1987 '*Apatognathus*' *scitulus* (HINDE); DEAN, pp. 85-95, Lám. 9, figs. 1, 2 (elemento "Pa").
 1988 *Hindeodus scitulus* (HINDE); SWEET, pp. 115, 116, Fig. 5.54 (elemento "Pa", 3ª fila, 1º elemento por la izquierda).
 1991 *Hindeodus?* *scitulus* HINDE; STONE, p. 13, pp. 13-16, Lám. 1, fig. 4.
 1992 '*Apatognathus*' *cuspidatus* VARKER; PURNELL, pp. 41, 42, Lám. 8, fig. 8.
 1992 *Syncladognathus geminus* (HINDE); REXROAD & VARKER, p. 168, fig. 3.1-3.3.
 1993 *Syncladognathus* Pa element '*Spathognathodus scitulus*' HINDE; DAVIES, AUSTIN & MOORE, Lám. 2, fig. 10.
 1996 *Syncladognathus geminus* (HINDE); SKOMPSKI, p. 212, Lám. 5, fig. 1, 2.
 1999 *Syncladognathus geminus* (HINDE); SOMERVILLE, Lám. 10, figs. 1-4, 7.
 1999 *Syncladognathus geminus* (REXROAD & VARKER); SOMERVILLE & SOMERVILLE, Lám. 1, fig. 7.
 2005 *Syncladognathus geminus* (HINDE); MEDINA-VAREA, SARMIENTO, RODRÍGUEZ & CÓZAR, pp. 36, 37, Lám. 3, fig. 10.
 2005 *Syncladognathus* spp. MEDINA-VAREA, SARMIENTO, RODRÍGUEZ & CÓZAR, pp. 37, 38, Lám. 3, fig. 11 [sólo].
 2006 *Syncladognathus geminus* (HINDE); NEMYROVSKA, PERRET-MIROUSE & WEYANT, Lám. 6, fig. 8 (elemento "Pa").
 2009 *Syncladognathus geminus* (HINDE); GIBSHMAN, KABANOV, ALEKSEEV, GOREVA & MOSHKINA, Lám. 9, fig. 13.
 2009 *Syncladognathus geminus* (HINDE); KABANOV, GIBSHMAN, BARSKOV, ALEKSEEV & GOREVA, Lám. 13, fig. 7.

Denominación morfotaxonómica: *Spathognathodus scitulus* (HINDE, 1900).

Descripción

Elemento pectiniforme carminado. En vista "lateral interna" la cúspide se sitúa en posición anterior y es triangular y masiva. Los denticulos son de aproximadamente el mismo tamaño, excepto los situados en el ex-

Material <i>Spathognathodus scitulus</i> s.f.		
Capa	Sinestrales	Dextrales
TZ2/1-3		1
AK1/7-1		1
AK1/7-2		1
ID1/1-1		1
ID2/8-2	2	1
Pc2356	3	1
ID2/8-3	2	4
ID2/9		1
Pc2359	1	
Pc3372		1

tremo “posterior”, cuyo tamaño es menor. Los denticulos se inclinan hacia el extremo “posterior” del ejemplar, en un principio, progresivamente, pero hacia los 2/3 de su longitud, lo hacen marcadamente, abriéndose en abanico. Se han observado hasta 13 denticulos en ejemplares adultos. Su margen “oral”, y el elemento en general, se curvan ligeramente hacia la parte “interna” del elemento, siendo ligeramente cóncavo en su parte “interna” y convexo en su parte “externa”.

El margen “basal” del elemento es cóncavo, especialmente en las formas juveniles. La cavidad basal, no sólo visible en vista “aboral” sino también en vista “lateral”, es subtriangular, pequeña y se caracteriza por unas marcadas expansiones “laterales”, más desarrollada la “externa” que la “interna. Se encuentra restringida a la zona “anterior” del margen “aboral” del elemento, inmediatamente posterior a la cúspide, bajo los tres primeros denticulos.

Elemento P₂

Lámina 8, Figura 9

- *1963 *Ozarkodina laevipostica* REXROAD & COLLINSON, p. 19, Lám. 1, figs. 1-6.
- 1967 *Ozarkodina laevipostica* REXROAD & COLLINSON; GLOBENSKY, p. 446, Lám. 56, figs. 1, 2.
- 1969 *Prioniodina laevipostica* (REXROAD & COLLINSON); RHODES, AUSTIN & DRUCE, p. 74, Lám. 20, figs. 9-11.
- 1981 *Prioniodina laevipostica* (REXROAD & COLLINSON); METCALFE, Lám. 19, fig. 1.
- v1982 *Ozarkodina laevipostica* REXROAD & COLLINSON; VON BITTER & PLINT-GEBERL, p. 202, Lám. 6, fig. 4.
- 1987 *Ozarkodina laevipostica* REXROAD & COLLINSON; VON BITTER & PLINT, p. 360, fig. 4.2.
- 1987 “*Apatognathus*” *scitulus* (HINDE); DEAN, pp. 85-95, Lám. 9, fig. 4.
- 1988 *Hindeodus scitulus* (HINDE); SWEET, pp. 115, 116, fig. 5.54 (elemento “Pb”, 3ª fila, 2º elemento por la izquierda).
- 1991 *Hindeodus? scitulus* HINDE; STONE, pp. 13-16, Lám. 1, fig. 3.
- 1992 “*Apatognathus*” *cuspidatus* VARKER; PURNELL, pp. 41, 42, Lám. 8, fig. 9.

- 1992 *Syncladognathus geminus* (HINDE); REXROAD & VARKER, p. 168, fig. 3.4, 3.5.
- 1993 *Syncladognathus* S element “*Apatognathus laeviposticus*” (REXROAD & COLLINSON); DAVIES, AUSTIN & MOORE, Lám. 2, fig. 15.
- 1996 *Syncladognathus geminus* (HINDE); SKOMPSKI, p. 212, Lám. 5, figs. 4, 5.
- 1999 *Syncladognathus geminus* (HINDE); SOMERVILLE, Lám. 10, figs. 5, 6.
- ?2006 *Syncladognathus geminus* (HINDE); NEMYROVSKA, PERRET-MIROUSE & WEYANT, Lám. 6, fig. 4 (elemento “Pb”).
- 2009 *Syncladognathus geminus* (HINDE); GIBSHMAN, KABANOV, ALEKSEEV, GOREVA & MOSHKINA, Lám. 9, fig. 13 (elemento “Pb”).

Material <i>Ozarkodina laevipostica</i> s.f.		
Capa	Sinestrales	Dextrales
ID2/8-3	3	
ID2/8-4		1
ID2/9	1	

Denominación morfotaxonómica: *Ozarkodina laevipostica* REXROAD & COLLINSON, 1963.

Descripción

Elemento pectiniforme angulado caracterizado por un proceso “anterolateral” y “posterior” cortos y una cúspide bien desarrollada. El proceso “anterior” es ligeramente más corto que el “posterior”, sus márgenes “oral” y “aboral” se encuentran curvados “internamente” y se desarrolla en sentido “lateral” inclinándose “aboralmente” de forma que tiene una morfología cóncava en vista “lateral interna”. Presenta un denticulo bien desarrollado fusionado en gran parte de su longitud con el margen “anterior” de la cúspide, y dos denticulos poco desarrollados, uno de ellos apenas perceptible (el más cercano al extremo del proceso). Los denticulos tienen sección subovalada, morfología alargada a subtriangular y se inclinan hacia la cúspide. Tanto en el denticulo adyacente a la cúspide como en la cúspide y en los denticulos del proceso “posterior” se observan unas estrías longitudinales que se unen en el ápice.

La cúspide es el doble tanto en longitud como tamaño respecto de los denticulos adyacentes. Es de morfología subtriangular, comprimida “lateralmente”, aunque de sección subovalada a subredondeada por ser ligeramente convexa en su parte “interna”. Se inclina “posteriormente”.

En vista “lateral interna” el proceso “posterior” comienza como una prolongación de la base de la cúspide en cuanto a orientación para que, inmediatamente, su margen “basal” se flexione “oralmente”, quedando recurvado y en distinto plano respecto al resto del elemento. Presenta una sección subovalada y se encuentra comprimido “lateralmente”. Se observan 3 denticulos

de morfología subtriangular, comprimidos “lateralmente” y que disminuyen de tamaño “posteriormente” de forma marcada. Los dos primeros están ligeramente fusionados en su base, y el primero con la cúspide, pero son discretos en gran parte de su longitud. El que ocupa el extremo distal es el más pequeño y es discreto. Todos ellos se inclinan “posteriormente”.

La cavidad basal, como se observa en vistas “lateral interna” y aboral, es triangular, profunda y amplia, y se continúa como un surco estrecho por el margen “basal” del proceso “posterior”.

Elementos S

Lámina 8, Figuras 10-19

Denominación morfotaxonómica: *Apatognathus? chaulioda* VARKER, 1967 (lámina 8, figuras 10, 11).

- *1967 *Apatognathus? chaulioda* VARKER; pp. 129, 131, Lám. 17, figs. 1-3, 5.
 1969 *Apatognathus chauliodus* VARKER; RHODES, AUSTIN & DRUCE, p. 71, Lám. 20, figs. 1a, b, 2a, b.
 1980 *Apatognathus scalenus* VARKER; METCALFE, p. 299, Lám. 37, fig. 2.
 1981 *Apatognathus chauliodus* VARKER; METCALFE, Lám. 13, fig. 11.
 1987 “*Apatognathus*” spp. DEAN, pp. 95, 96, Lám. 9, fig. 8.
 1992 *Syncladognathus geminus* (HINDE); REXROAD & VARKER, p. 168, fig. 3.10.
 1993 *Syncladognathus* S element “*Apatognathus chauliodus*” VARKER; DAVIES, AUSTIN & MOORE, Lám. 2, fig. 22.
 1996 *Syncladognathus geminus* (HINDE); SKOMPSKI, p. 212, Lám. 5, figs. 7, 12.
 1999 *Syncladognathus geminus* (HINDE); SOMERVILLE, Lám. 10, figs. 15, 18, 19.
 2009 *Syncladognathus geminus* (HINDE); GIBSHMAN, KABANOV, ALEKSEEV, GOREVA & MOSHKINA, Lám. 9, fig. 12 (elemento S).

Material <i>Apatognathus? chaulioda</i> s.f.	
Capa	Nº ejemplares
ID2/8-2	1
ID2/8-3	1
ID2/8-4	1

Descripción

Elemento ramiforme bipennado ¿digirado? que se caracteriza por dos procesos separados unos 26°-35° que se desarrollan “aboralmente”, una cúspide central y por presentar un denticulo apical en cada proceso.

En vista “lateral interna” los procesos tienen aproximadamente el mismo tamaño y sus márgenes “basales” se inclinan “internamente” por lo que se encuentran ligeramente enfrentados, especialmente en la zona de confluencia de ambos procesos, debajo de la cúspide. Cada proceso se divide en una parte apical (entre la cús-

pide y el denticulo apical) y una parte adapical (entre el denticulo y el extremo del proceso). La parte de barra de los procesos puede encontrarse engrosada, especialmente en formas adultas, concentrándose en la zona de unión entre éstos y extendiéndose como una cresta por los procesos. También en esta zona, pero en vista “lateral externa”, se puede desarrollar un surco marcado, siguiendo la morfología de la misma, suavizándose gradualmente hacia los procesos. Los procesos pueden encontrarse curvados en su zona apical de forma que su margen “basal” sea ligeramente convexo. Los márgenes “basales” de los procesos son afilados, no se encuentran expandidos “lateralmente”.

Los denticulos apicales de ambos procesos así como la cúspide tienen, en vista “lateral interna”, una morfología y tamaño similares, siendo triangulares y de mayor tamaño que el resto de denticulos. Los denticulos apicales se inclinan hacia la cúspide, mientras ésta lo hace “lateral” y “posteriormente”. Poseen una sección subovalada a subredondeada como el resto de denticulos y, aunque basalmente se encuentran fusionados a los denticulos adyacentes, son discretos en gran parte de su longitud. El número de denticulos de la zona adapical es mayor que el de la zona apical. En todo caso, los denticulos de ambas zonas son triangulares y se inclinan ligeramente hacia la zona “interna”.

La cavidad basal es visible en vista “aboral” como en “lateral interna”. Es amplia, subtriangular, está situada en el margen “basal” de la zona de confluencia de ambos procesos, debajo de la cúspide y se extiende en forma de un surco que se estrecha hacia el extremo distal de ambos procesos.

Denominación morfotaxonómica: *Apatognathus? cuspidata* VARKER, 1967 (lámina 8, figuras 12, 13).

- p1963 *Apatognathus? porcata* (HINDE); REXROAD & COLLINSON, Lám. 1, figs. 10, 11 [sólo].
 *1967 *Apatognathus? cuspidata* sp. nov. VARKER, pp. 131, 132, Lám. 17, figs. 4, 6-8, 10.
 1980 *Apatognathus cuspidatus* VARKER; METCALFE, p. 299, Lám. 37, fig. 1.
 1981 *Apatognathus cuspidatus* VARKER; METCALFE, Lám. 13, figs. 8, 9.
 1982 *Apatognathus cuspidatus* VARKER; HIGGINS & VARKER, Lám. 19, figs. 11, 13, 19.
 1985 ‘*Apatognathus? cuspidatus*’ VARKER; VARKER & SEVASTOPULO, p. 196, Lám. 5.4, figs. 1, 2.
 1987 “*Apatognathus*” spp. DEAN, pp. 96, 97, Lám. 9, fig. 6.
 1987 ‘*Apatognathus? cuspidatus*’ (VARKER); ARMSTRONG & PURNELL, Lám. 1, fig. 1.
 1988 *Hindeodus scitulus* (HINDE); SWEET, pp. 115, 116, fig. 5.54 (elemento M, 3ª fila, 3º elemento por la izquierda).
 1992 “*Apatognathus? cuspidatus*” VARKER; PURNELL, pp. 41, 42, Lám. 8, fig. 6 (elemento Sb).
 1992 *Syncladognathus geminus* (HINDE); REXROAD & VARKER, p. 168, fig. 3.6.
 1999 *Syncladognathus geminus* (HINDE); SOMERVILLE, Lám. 10, figs. 10, 11.
 2009 *Syncladognathus geminus* (HINDE); KABANOV, GIBSHMAN, BARSKOV, ALEKSEEV, & GOREVA, Lám. 3, fig. 5.

Material <i>Apatognathus? cuspidata</i> s.f.	
Capa	Nº ejemplares
ID1/5-2	1
ID2/8-2	3
Pc2356	2
ID2/8-3	1
Pc2358	1
ID2/9	1

Descripción

Elemento ramiforme bipennado ¿digirado? asimétrico constituido por dos procesos que divergen en un ángulo de 25° aproximadamente y una cúspide central.

El proceso “anterior” se desarrolla “aboralmente”, hacia donde disminuye ligeramente de tamaño, es recto y presenta, en vista “lateral interna” una cresta que se extiende longitudinalmente entre la parte de barra del proceso y los dentículos. Además, el proceso se inclina “internamente” de forma marcada. Posee hasta 8 dentículos discretos de tipo subtriangular alargado que se inclinan progresivamente hacia la cúspide a la vez que lo hacen “interna” y “posteriormente”. Su tamaño disminuye hacia el extremo “aboral” del elemento.

La cúspide se sitúa en donde confluyen ambos procesos, es de tipo lanceolado y con ápice agudo. Es hasta 3 veces mayor que los dentículos del proceso “posterior”, ligeramente más grande que los dentículos del proceso “lateral-anterior” y se inclina “posteriormente” y hacia el lateral.

El proceso “posterior” es recto y apenas se inclina “internamente” disminuyendo esta inclinación “aboralmente”. Se encuentra comprimido “lateralmente” siendo más amplio hacia los 2/3 de su longitud. Presenta hasta 7 dentículos discretos, uno menos que en el proceso “anterior”, que son de tipo subtriangular pero alargados y, aunque se inclinan ligeramente hacia la cúspide e “internamente”, lo hacen en mucho menor grado que los dentículos del proceso “anterior”. En la parte “interna” del proceso se desarrolla una cresta marcada en la zona entre los dentículos y la parte de barra del proceso.

En vista “lateral externa”, en la zona de la base de la cúspide se desarrolla una cresta marcada que se extiende por ambos procesos. En la parte “externa” del proceso “anterior” la cresta se curva hacia el margen “oral” acentuando la notoria inclinación de esta parte del elemento. En el otro proceso la cresta es recta. Los márgenes “basales” de los procesos son agudos.

En vista “lateral interna” y “aboral” se observa una cavidad basal pequeña, subcircular a subtriangular, que

se extiende por los márgenes “aborales” de los procesos en forma de surco estrecho delimitado por las dos crestas de los procesos.

Discusión

Este elemento se caracteriza por una cúspide muy desarrollada, la marcada inclinación “interna” y “posterior” del proceso “anterior” y sus dentículos, y por la homogeneidad de los dentículos de ambos procesos, lo que permite diferenciarlo de otros apatognátidos.

Denominación morfotaxonómica: *Apatognathus? petila* VARKER, 1967 (lámina 8, figuras 14, 15).

- 1963 *Apatognathus porcata* (HINDE); REXROAD & COLLINSON, p. 8, Lám. 1, figs. 7, 9.
 *1967 *Apatognathus? petila* sp. nov. VARKER, pp. 135, 136, Lám. 17 fig. 11; Lám. 18, figs. 7, 10, 11.
 1969 *Apatognathus petilus* VARKER; RHODES, AUSTIN & DRUCE, pp. 72, 73, Lám. 20, figs. 1212a-14b, 17a, b.
 non 1973 *Apatognathus petilus* VARKER; AUSTIN & ALDRIDGE, Lám. 2, fig. 9.
 ?1973 *Apatognathus scalenus* VARKER; AUSTIN & ALDRIDGE, Lám. 2, fig. 6.
 p.1981 *Apatognathus petilus* VARKER; METCALFE, Lám. 13, figs. 4, 5, 7 (non fig. 6=Neoprioniodus sp. s.f.).
 v1982 *Apatognathus* sp. VON BITTER-PLINT-GEBERL, p. 202, Lám. 6, fig. 19.
 1985 “*Apatognathus? petilus* VARKER; VARKER & SEVASTOPULO, p. 198, Lám. 5.4, figs. 3-5.
 1987 “*Apatognathus*” sp. DEAN, p. 98, Lám. 9, fig. 10.
 ?1987 ‘*Apatognathus*’ aff. ‘*Apatognathus libratus*’ (VARKER); ARMSTRONG & PURNELL, Lám. 1, fig. 4.
 1991 *Hindeodus? scitulus* HINDE; STONE, pp. 13-16, Lám. 1, fig. 7.
 1992 “*Apatognathus? cuspidatus* VARKER; PURNELL, pp. 41, 42, Lám. 8, fig. 7 (elemento “Sc”).
 1992 *Syncladognathus geminus* (HINDE); REXROAD & VARKER, p. 168, fig. 3.7.
 1993 *Syncladognathus* S element “*Apatognathus petilus*” VARKER; DAVIES, AUSTIN & MOORE, Lám. 2, fig. 21.
 1996 *Syncladognathus geminus* (HINDE); SKOMPSKI, p. 212, Lám. 5, fig. 11.
 1999 *Syncladognathus geminus* (HINDE); SOMERVILLE, Lám. 10, figs. 13, 14.
 p.2005 *Syncladognathus* spp. MEDINA-VAREA, SARMIENTO, RODRÍGUEZ & CÓZAR, pp. 37, 38, Lám. 3, fig. 12 [sólo].
 2006 *Syncladognathus geminus* (HINDE); NEMYROVSKA, PERRET-MIROUSE & WEYANT, Lám. 6, fig. 11 (elemento M).

Material <i>Apatognathus? petila</i> s.f.			
Capa	Nº ejemplares	Capa	Nº ejemplares
AK1/2	2	Pc2356	1
AK1/4-1	1	ID2/8-3	4
ID1/5-2	1	Pc2358	1
ID2/8-2	1	Pc3320	1

Descripción

Elemento ramiforme bipennado ¿digirado? asimétrico cuyos procesos divergen en un ángulo de 45°. En vista “lateral interna” el proceso “anterior” se desarrolla “anteroaboralmente” es mayor en tamaño que el proceso “posterior” y se encuentra inclinado “internamente” de forma muy marcada, especialmente en el ápice del elemento, cerca de la cúspide. Se observan hasta 11 denticulos que aumentan su tamaño hacia la cúspide, son de tipo lanceolado y alargados. Los más próximos al extremo “aboral” del proceso son más rectos, inclinándose únicamente de forma ligera hacia la cúspide. Desde esta parte del elemento los denticulos se van inclinando “interna” y “posteriormente” hacia la cúspide, hasta la parte “apical” donde se encuentran los denticulos de mayor tamaño y más inclinados “interna” y “posteriormente”, que son los adyacentes a la cúspide.

La cúspide en vista “interna” es ligeramente más grande que los denticulos adyacentes de ambos procesos. Es alargada y lanceolada, fusionada en gran parte de su longitud con los denticulos contiguos y se inclina marcadamente hacia la parte “interna” y “posterior del elemento. Presenta una pequeña cresta en su base, que sigue la curvatura de la zona “apical” y se extiende por ambos procesos, desapareciendo en el primer tercio de ambos procesos.

El proceso “posterior” es, en vista “lateral interna”, recto, desarrollándose “aboral” y “posteriormente” y no se encuentra inclinado hacia la parte “interna” del elemento. Se encuentra comprimido “lateralmente” y es de menor tamaño que el proceso “anterior”. Los denticulos son uniformes en tamaño, están fusionados durante gran parte de su longitud, excepto en los ápices que son afilados y se inclinan hacia la cúspide. No se inclinan “internamente”.

En vista “lateral externa” el elemento es convexo, especialmente en la zona de la cúspide. En este sector se desarrolla una cresta que se extiende longitudinalmente por ambos procesos cercana a la base de los denticulos.

La cavidad basal es subcircular, pequeña y se extiende en forma de surco estrecho por ambos procesos.

Denominación morfotaxonómica: *Apatognathus? scalena* VARKER, 1967 (lámina 8, figuras 16-19).

- 1963 *Apatognathus? gemina* (HINDE); REXROAD & COLLINSON, pp. 7, 8, Lám. 1, figs. 12-17.
 1967 *Apatognathus? gemina* (HINDE); GLOBENSKY, p. 438, Lám. 56, figs. 3-5.
 *1967 *Apatognathus? scalena* VARKER; pp. 136-137, Lám. 18, figs. 1, 2, 4, 5.
 1969 *Apatognathus scalenus* VARKER; RHODES, AUSTIN & DRUCE, p. 74, Lám. 20, figs. 9a-11b.
 ?1969 *Apatognathus* sp. nov. A RHODES, AUSTIN & DRUCE, pp. 76, 77, Lám. 31, fig. 22.
 1971 *Apatognathus scalenus* VARKER; COLLINSON, REXROAD & THOMPSON, fig. 7.

- non 1973 *Apatognathus scalenus* VARKER; AUSTIN & ALDRIDGE, Lám. 2, fig. 6.
 1974 *Apatognathus* sp. MATTHEWS & THOMAS, Lám. 50, figs. 2, 3.
 non 1980 *Apatognathus scalenus* VARKER; METCALFE, p. 300, Lám. 37, fig. 2.
 1981 *Apatognathus scalenus* VARKER; METCALFE, Lám. 13, fig. 3.
 1985 *Apatognathus? scalenus* VARKER; VARKER & SEVASTOPULO, p. 198, Lám. 5.4, figs. 6, 7.
 1987 *Apatognathus* sp. DEAN, pp. 99, 100, Lám. 9, fig. 5.
 1988 *Hindeodus scitulus* (HINDE); SWEET, pp. 115, 116, fig. 5.54 (elemento “Sc”, 3ª fila, 3º elemento por la izquierda).
 1991 *Hindeodus? scitulus* HINDE; STONE, pp. 13-16, Lám. 1, fig. 6.
 1992 *Syncladognathus geminus* (HINDE); REXROAD & VARKER, p. 168, fig. 3.9.
 1993 *Syncladognathus* S element “*Apatognathus scalenus*” VARKER; DAVIES, AUSTIN & MOORE, Lám. 2, fig. 25.
 1996 *Syncladognathus geminus* (HINDE); SKOMPSKI, p. 212, Lám. 5, fig. 6.
 1999 *Syncladognathus geminus* (HINDE); SOMERVILLE, Lám. 10, fig. 16.
 1999 *Syncladognathus geminus* (REXROAD & VARKER); SOMERVILLE & SOMERVILLE, Lám. 1, fig. 8.
 2006 *Syncladognathus geminus* (HINDE); NEMYROVSKA, PERRET-MIROUSE & WEYANT, Lám. 6, figs. 9, 10 (elemento M).
 ?2009 *Syncladognathus geminus* (HINDE); GIBSHMAN, KABANOV, ALEKSEEV, GOREVA & MOSHKINA, Lám. 9, fig. 16.

Material <i>Apatognathus? scalena</i> s.f.	
Capa	Nº ejemplares
ID1/5-3	2
ID2/8-2	5
ID2/8-3	6

Descripción

Elemento ramiforme bipennado/¿digirado? asimétrico formado por dos procesos divergentes unos 30° entre sí. El proceso “anterior”, en vista “lateral interna” se inclina marcadamente hacia el interior especialmente en la zona donde confluyen ambos procesos, de forma que su inclinación aumenta desde su extremo “aboral” hacia la cúspide. En los ejemplares está fracturado, pero se observa que se encuentra comprimido “anteroposteriormente”, que posee un margen “aboral” recto y afilado, y que presenta un surco y una cresta que se desarrollan longitudinalmente entre la parte de barra del proceso y los denticulos. En la zona “apical” el proceso se inclina de forma muy marcada “interna” y “posteriormente”. La denticulación es uniforme en tamaño y morfología y de menor tamaño que la del proceso “posterior”. Los denticulos se van inclinando “internamente” de forma progresiva desde el extremo del proceso hacia la cúspide.

En las formas juveniles (de las que se han encontrado los elementos enteros) la cúspide es más como una

extensión del proceso “anterior” inclinada “posteriormente”, ya que los denticulos del proceso “anterior” se prolongan por su margen “anterior” hasta casi la mitad de su longitud. Aún así, se observa que es alargada, de sección subredondeada a subovalada, con morfología subtriangular a espatulada debido a dos surcos longitudinales en sus márgenes “laterales” que generan unas quillas laterales.

El proceso “posterior” en vista “lateral interna” empieza siendo estrecho en la zona apical pero aumenta su tamaño hacia su extremo. Al igual que el “anterior” se desarrolla “aboralmente”, su máximo tamaño encontrándose hacia la mitad del proceso. Como se ve en los ejemplares juveniles más en los fragmentos recuperados de este proceso, se encuentra comprimido “lateralmente” y apenas se inclina “internamente”. También presenta una cresta que se desarrolla entre los denticulos y la parte de barra del proceso. En ejemplares juveniles se observan dos denticulos en el proceso, el que será el adyacente de la cúspide y el denticulo apical del proceso, de mayor tamaño que el anterior. Ambos se encuentran comprimidos lateralmente, y tienen morfología subtriangular. En los fragmentos juveniles no se observan más denticulos (por encontrarse fracturados). En los fragmentos del proceso “posterior” de ejemplares adultos, se observa que, adyacente al denticulo apical del proceso se halla otro denticulo más pequeño que el anterior, pero de mayor tamaño que el resto de denticulos, habiendo 2 denticulos de gran tamaño en este proceso. Estos últimos llegan a ser la tercera parte en tamaño respecto del denticulo apical. A partir del denticulo apical, hacia el extremo “aboral” del proceso, los denticulos disminuyen de tamaño de forma progresiva.

En vista “lateral externa” debido a la inclinación “interna” de los procesos, denticulos y cúspide, el elemento es convexo. Presenta una cresta que se desarrolla desde el margen “basal” debajo de la cúspide y se extiende por ambos procesos. En el “anterior”, esta cresta se desarrolla entre la base de los denticulos y el margen “basal” del proceso, mientras que en el proceso “posterior” se acerca hacia el margen del denticulo api-

cal del proceso para extenderse desde ese punto por el margen basal de los denticulos.

La cavidad basal es pequeña, subcircular en vista “aboral”, y se extiende en forma de surco por el margen “basal” de ambos procesos, rodeada por las crestas presentes en los procesos.

Denominación morfotaxonómica: “*Apatognathus*” spp. (elementos S)

Material “ <i>Apatognathus</i> ” s.f. spp.			
Capa	Nº ejemplares	Capa	Nº ejemplares
AK1/2	2	Pc2356	3
AK1/7-1	4	ID2/8-3	16
Pc2769	1	Pc2358	1
ID1/5-3	3	ID2/8-4	1
ID2/8-2	7	Pc3304	2

Discusión

Se incluyen dentro de esta categoría a aquellos elementos en los que se observan los caracteres de un apatognátido, pero que debido a su fracturación y, en ocasiones estado ontogenético, no permiten una adscripción clara a algunos de los distintos tipos de apatognátidos.

Fragmentos

Se han recuperado numerosos fragmentos de elementos que no pueden adscribirse a ningún taxón de los recuperados por su estado de preservación.

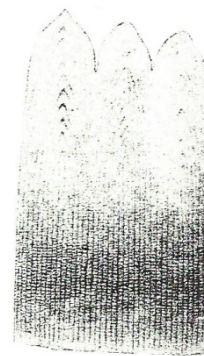
Otros taxones

En dos muestras de las de Akerchi 1 y Akerchi 2, se han recuperado elementos reelaborados pertenecientes a dos taxones del Devónico, *Palmatoleptis* sp. (AK1/7-1; Lám. 15, Fig. 12) y *Polygnathus* sp. (Pc2776/1; Lám. 15, Fig. 13).

Material Fragmentos			
Capa	Elementos P	Elementos S	Varios
TZ3/5-1			1
TZ4/1-1		1	
TZ4/4-1			1
TZ2/1-2	3		
TZ2/4-1	262	157	811
PC2402	46	152	165
TZ2/4-2	25	92	124
PC3864	33	49	48
TZ5/6	3	4	
TZ5/9		2	
PC3808	30	31	86
PC3848		10	24
AK1/3-1	1		4
AK1/3-2	1	1	2
AK1/3-3	1		
AK1/4-1		2	
AK1/7-1	7	6	45
AK1/7-2	2	2	8
AK2/1			2
PC2769	1	1	21
PC2770	2	1	10

Material Fragmentos			
Capa	Elementos P	Elementos S	Varios
AK2/6-1			1
AK2/6-2			2
AK2/6-4	1		
PC2775			1
AK2/8-2		1	3
PC2776		2	9
AK2/8-4	4		3
ID1/1-1		8	2
ID1/1-2		1	
ID1/5-3	1	1	2
ID2/8-2	22	48	37
PC2356	9	39	7
ID2/8-3	45	177	120
ID2/8-4	1	3	3
ID2/9	1	5	
PC2359		1	2
PC3304		1	
PC3364		1	
PC3372	1		
PC3377		2	
CapaU		1	

7.-TAFONOMÍA



Gnathodus mosquensis PANDER (1856,
p. 34, Tab. 2A, fig. 10c)

7. TAFONOMÍA

Una parte importante de cualquier estudio paleontológico es la realización de un análisis tafonómico para determinar todos aquellos procesos que pueden haber actuado sobre las entidades conservadas, desde el momento de su producción hasta su posterior extracción y estudio. Estas alteraciones pueden afectar a la información proporcionada por los fósiles para posteriores estudios bioestratigráficos, paleoecológicos y paleobio- geográficos.

En este capítulo se explican y ejemplifican los procesos tafonómicos que pueden afectar a los elementos conodontales y que se encuentran representados en las asociaciones de Marruecos. Los conceptos tafonómicos que hemos empleado son los utilizados por FERNÁNDEZ-LÓPEZ (1982, 1984a, 1984b, 1986, 1987, 1988, 1990, 1991, 1997, 2000), FERNÁNDEZ-LÓPEZ & GÓMEZ (1990) y FERNÁNDEZ-LÓPEZ *et al.* (2002).

Los procesos de alteración tafonómica pueden producirse en la fase bioestratigráfica, es decir, los que experimentan las entidades conservadas antes de su enterramiento, y/o en la fase fosildiagenética, después de su enterramiento. Un aspecto importante a señalar es que algunos procesos que pueden producirse en vida del conodonto y reflejarse en los elementos conodontales pueden llegar a ser confundidos con los efectos producidos por alguno de los procesos de alteración tafonómica. Debido a esto, en los dos primeros apartados se explican las modificaciones producidas por procesos que tienen lugar en vida del organismo, como son las patologías y los efectos de la actividad funcional de los elementos conodontales, para diferenciarlas de aquellas producidas por alteración tafonómica.

7.1.- Patologías de los elementos conodontales

WEDDIGE (1990), basándose tanto en estudios y observaciones previas (HASS, 1941; LINDSTRÖM, 1964; MÜLLER, 1969; JEPSSON, 1979a, b; MÜLLER & NOGAMI, 1971) como en observaciones propias, realizó un análisis y una clasificación detallada de las patologías reconocidas en elementos conodontales del Devónico. Según este autor, estos caracteres morfológicos, distintos de los caracteres específicos con los que se han descrito los taxones de las diversas especies, se corresponderían con cambios ontogenéticos de corta duración que reflejarían de forma directa la causa productora de la irritación que llevó a su desarrollo.

La nomenclatura empleada para designar las patologías consiste en el nombre de la patología en latín acabado en el sufijo “-io” (para reflejar el proceso de producción de la patología, que es de tipo ontogenético y no filogenético), seguido del término “patología”. En el presente trabajo se considera que al traducir esta forma al español, este último término se debe incluir por delante del nombre concreto de la patología.

WEDDIGE (1990) indica que una forma de reconocer estos traumas en los elementos conodontales es mediante las regeneraciones producidas en el elemento o por su ocurrencia esporádica, incidental e interespecífica. Asimismo, menciona una serie de procesos de regeneración que serían los encargados de producir las diferentes patologías como son:

-Cementación: proceso por el que grietas y fisuras en los elementos conodontales producidas en vida del conodonto fueron cementadas por recubrimientos de láminas de apatito. Los bordes prominentes de las fracturas se volvieron redondeados y fueron suavizados para no afectar o herir las partes blandas de la faringe adyacentes a las fracturas, dejando una cicatriz (Fig. 7.1A). Esta cicatriz descartaría como causa de su formación la actividad de procesos post-mortem como la recristalización o precipitación secundaria de fosfato. Este proceso está relacionado con la patología *Fractio*.

-Rejuvenecimiento: proceso que implica regeneración de los denticulos o cúspides fracturados al ser cubiertos nuevamente por láminas de apatito. La nueva parte del denticulo o cúspide presenta un tamaño menor que la parte que no se ha perdido, quedando también una cicatriz que corta las láminas de apatito antiguas y que representa la superficie de fractura (Fig. 7.1B). Proceso implicado en la patología *Diminutio*.

-Recubrimiento o tapizado: en el elemento no ha sido posible la restauración del denticulo o cúspide roto, por lo que una vez perdido el ápice fracturado, el extremo del denticulo o cúspide se vuelve redondeado y es recubierto progresivamente por láminas de apatito (Fig. 7.1C). Este proceso origina la patología *Fusio*. WEDDIGE (1990) señala que HASS (1941), quien denominó este fenómeno como “supresiones”, JEPSSON (1979a, b), o MÜLLER & NOGAMI (1971) también observaron este proceso y sus consecuencias en ejemplares de sus colecciones.

-Compensación: relacionado con la patología *Oclusio*, este proceso actúa cuando un elemento irritativo, ya sea una partícula de comida o extraña, o algún cambio en la ornamentación, produce una modificación de la morfología original resolviéndose con un crecimiento anormal de las partes adyacentes afectadas por esta modificación (Fig. 7.1D).

-Crecimiento de protuberancias: la presencia de crestas, pilares, protuberancias y de formas similares en algunos elementos conodontales no relacionados con los caracteres morfológicos primarios implica una actividad local con una alta secreción de tejidos mineralizados (WEDDIGE, 1990). Al analizar la microestructura de estas protuberancias, MÜLLER & NOGAMI (1971) reconstruyeron un segundo centro de crecimiento. Contrariamente, ZIEGLER & LINDSTRÖM (1975) interpretaron estas

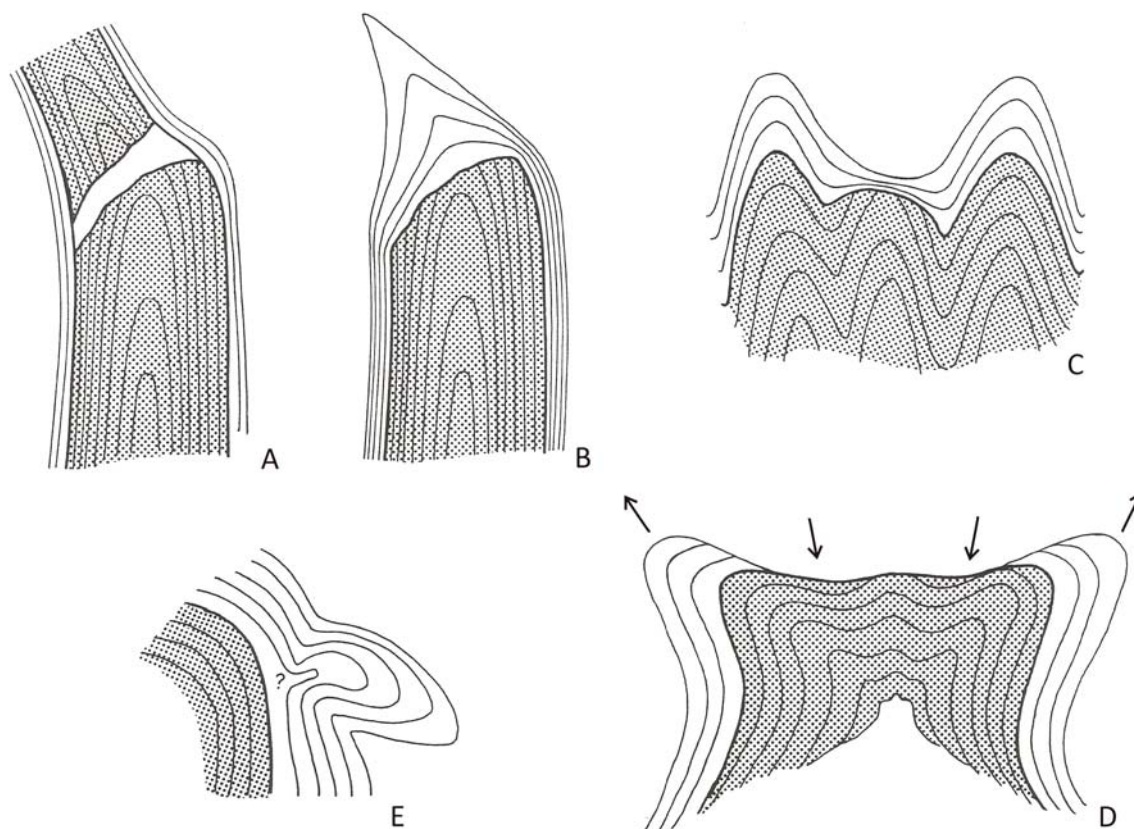


Figura 7.1.- Procesos de regeneración de los elementos conodontales según WEDDIGE (1990). A) Cementación; B) Rejuvenecimiento; C) Recubrimiento o tapizado; D) Compensación; E) Crecimiento de protuberancias.

protuberancias como indentaciones de las láminas primarias de apatito más que como un nuevo centro de crecimiento (Fig. 7.1E). Proceso relacionado con las patologías *Accesio* y *Jugatio*.

Las patologías descritas por WEDDIGE (1990) pueden dividirse, de forma general, en las relacionadas con (i) fractura de parte de los elementos conodontales y regeneración o recubrimiento por nuevas láminas de apatito (patologías *Diminutio*, *Fractio* y *Fusio*); (ii) con cambios en el crecimiento durante el desarrollo ontogenético que producen modificaciones de los caracteres morfológicos primarios del elemento y que lo hacen diferenciarse del resto de ejemplares del mismo taxón, como deformaciones o duplicaciones (patologías *Decompositio*, *Deflectio* y *Duplicatio*), (iii) una causa externa (partículas de comida o de otro tipo) o por la propia actividad oclusiva de los pares de elementos en el aparato conodontal que producen depresiones o modificaciones en la disposición original de la ornamentación (patologías *Depressio*, *Impressio* y *Occlusio*), (iv) la ausencia de partes del elemento (patología *Mutilatio*) y, (v) con el desarrollo de caracteres anormales de forma incidental no relacionados con los morfológicos primarios (patologías *Accesio* y *Jugatio*). Respecto a la patología *Abrasio*, al no observarse regeneración de la parte del elemento que ha sido pulido, el autor considera que puede tener un origen de tipo tafonómico más que patológico.

En las colecciones de conodontos de Marruecos que se estudian en este trabajo, se han observado las siguientes patologías:

Patología ¿*Decompositio*?

Patología reconocible frecuentemente en determinados taxones del Devónico, según WEDDIGE (1990), en la que los elementos P_1 presentan unos márgenes poco definidos por poseer una ornamentación compuesta por nódulos irregulares alargados hacia los extremos. El ejemplar de *Declinognathodus inaequalis* (Lám. 9, Figs. 1, 2) posiblemente pueda representar un caso de esta patología, ya que la ornamentación “posterior” de la plataforma no es la característica de esta subespecie. El último nódulo se encuentra formando una cresta, cuando debería ser un nódulo, y los “anteriores” a éste están más desarrollados e irregulares de lo que debieran.

Patología *Deflectio*

Suele observarse en elementos pectiniformes de tipo angulado y carminado y se reconoce porque la lámina “posterior” de estos elementos se encuentra desviada de forma sigmoidal hacia su parte “interna”. Según WEDDIGE (1990), los esfuerzos causantes de la deformación provendrían del lado “externo” o de la parte trasera del elemento. Aunque es común observar esta patología en elementos pectiniformes angulados (Lám. 9, Figs. 3, 4)

también puede observarse en denticulos como sucede en el ejemplar de *Idioprioniodus claviger* ilustrado en la Lámina 9, Figuras 9 y 10, el cual tiene sólo uno de sus denticulos desviado de la dirección que presenta el eje longitudinal de éstos.

Patología *Diminutio*

Implica la reducción de tamaño sufrida por la cúspide o los denticulos por encima de la línea de fractura una vez que vuelve a ser regenerada la parte amputada por crecimiento de nuevas láminas de apatito (Fig. 7.1B). Esta patología es muy común en los ejemplares de la región de Adarouch y, en concreto de la Fm Tizra, fundamentalmente en elementos ramiformes adultos a gerontes de *Idioprioniodus* (Lám. 9, Figs. 5-10, 13-15).

Patología *Duplicatio*

WEDDIGE (1990) documenta duplicaciones fundamentalmente en caracteres morfológicos de elementos de tipo pectiniforme. En elementos P₁ de tipo pectiniforme carminado, carminiescafiados o carmiplanados, son más frecuentes en el extremo “posterior” de la plataforma mientras que en los P₂ de tipo pectiniforme angulado pueden producirse tanto en la lámina “anterior” como en la “posterior”. Las duplicaciones de caracteres morfológicos se pueden generar en distintos estadios ontogenéticos y generalmente se localizan en el eje medio. Su modo de producción podría ser una interrupción del crecimiento en estadios ontogenéticos tempranos la cual afectaría al centro de crecimiento dividiéndolo y produciendo dos nuevos centros de crecimiento. Un ejemplar de *Idioprioniodus claviger* presenta una duplicación de la cúspide que se encuentra en una posición más “interna” a la cúspide original, en la unión de ambos procesos (Lám. 9, Figs. 11-12). En el ejemplar de la Lámina 9, Figura 13, los dos denticulos pequeños del proceso “anterior” presentan en su lado “interno” sus duplicaciones, que aunque podrían parecer evidencia de la Patología *Diminutio*, no se observa proceso de rejuvenecimiento en éstos.

Patología *Fusio*

Patología originada por la fracturación de una cúspide o denticulo y la imposibilidad de regenerar la parte rota. Las nuevas láminas de apatito generadas por el conodonto recubren la parte fragmentada y pueden producir su fusión con la cúspide o denticulos vecinos (Fig. 7.1C). Cuando diversas partes del elemento previamente fracturadas se fusionan por recubrimiento de láminas de apatito pueden dar lugar a una cresta ondulada. Como indica WEDDIGE (1990) esta patología es común en elementos P₁ y P₂ y en los ejemplares de Marruecos se reconoce fundamentalmente en elementos ramiformes digirados P₁ de *Idioprioniodus* (Lám. 9, Figs. 9-12 y Lám. 10, Figs. 1-4) o en elementos pectiniformes carminados de *Hindeodus* (Lám. 9, Figs. 13, 14).

Patología *Impresio*

Esta patología se caracteriza por un surco dejado por la impresión de una partícula extraña (p. ej.: una partícula de alimento o ingerida con el alimento, el fragmento de un denticulo, etc.), que presionó y deformó la morfología original del elemento. WEDDIGE (1990) la observó en elementos pectiniformes de plataforma. Sólo se ha reconocido un ejemplar de las asociaciones de Marruecos que probablemente presente esta patología. Se trata de un elemento P₁ de *Lochriea commutata* con una marcada indentación en su plataforma que no se reconoce en otros ejemplares de la especie. Esta indentación probablemente sea debida a que una partícula impidió el normal desarrollo de las láminas de apatito y que éstas tuvieron que adaptarse a ella durante su crecimiento y adición (Lám. 10, Fig. 5).

Patología ¿*Occlusio*?

Patología relacionada con la propia actividad funcional del aparato alimenticio de los conodontos. Cada par de elementos P presenta una actividad antagónica al ocluir y entrar en contacto sus superficies “orales”, de forma que si se desarrolló un crecimiento asimétrico en uno de los elementos de la pareja, el otro desarrolló la asimetría que compensó la de su opuesto. Según WEDDIGE (1990) este tipo de asimetrías habrían sido adquiridas ontogenéticamente y menciona que es común en los molares de los vertebrados debido a su uso antagónico durante la oclusión, denominándose simetría complementaria. Los dos ejemplares de la Lámina 10, Figuras 6-7 y 8 pueden presentar este tipo de patología, con modificaciones en la ornamentación producidas en la parte “posterior” y “anterior” de la plataforma, respectivamente, y generadas muy probablemente para su oclusión óptima con su antagonista.

7.2.- Mecanismos de alteración tafonómica

Biodegradación

Es la descomposición de la materia orgánica de las partes blandas de los restos organógenos por la actividad de distintos agentes alterativos. Dentro de estos agentes, los más comunes son los organismos necrófagos, detritívoros y descomponedores y, dentro de estos últimos, los principales son las bacterias, hongos, algas, protozoos y nematodos. La biodegradación-descomposición puede actuar tanto en la fase bioestratigráfica como en la fase fosildiagenética. En la primera fase la descomposición será fundamentalmente de tipo aeróbica, mientras que en la fosildiagenética suele ser de tipo anaeróbica, aunque previamente haya podido ser de tipo aeróbico.

La capacidad de actuación de los agentes alterativos se encuentra controlada por factores del medio, como

son la tasa de sedimentación, tamaño y naturaleza del sedimento, o sus condiciones físico-químicas (p. ej., pH, Eh, niveles de oxígeno, presencia de sustancias tóxicas o antibióticas, etc.), así como la proporción de materia orgánica presente en los organismos.

En el caso particular de los conodontos, la situación más frecuente es que se conserven exclusivamente sus partes mineralizadas, es decir los elementos conodontales. En muy pocos casos se ha conservado el animal conodonto, implicando condiciones excepcionales de fosilización (BRIGGS *et al.* 1983, GABBOT *et al.*, 1995). Las impresiones de los tejidos blandos en estos ejemplares se encuentran como una película carbonosa o fosfatizadas y han permitido importantes avances en el conocimiento de la biología del animal (BRIGGS *et al.* 1983, ALDRIDGE *et al.* 1993, DONOGHUE *et al.*, 1998).

Los microorganismos descomponedores no son los únicos agentes alterativos responsables de la descomposición de los conodontos. En la literatura se encuentran registrados numerosos ejemplos en los que los conodontos fueron el alimento de organismos depredadores [p. ej., opinión de LINDSTRÖM (1974) y CONWAY MORRIS (1976) sobre los conodontocordados de MELTON & SCOTT (1973), o algunos ejemplares ilustrados en PURNELL & DONOGHUE (1998)], actuando éstos como agentes responsables de la biodegradación, fundamentalmente por la acción de las enzimas durante la digestión.

La colección de Marruecos se compone exclusivamente de elementos conodontales discretos, no habiéndose observado en ningún caso impresiones de partes blandas.

Distorsiones y deformaciones mecánicas

La distorsión tafonómica comprende cualquier cambio de forma, tamaño, estructura y/o textura de los elementos conservados, por la actuación de algún esfuerzo mecánico. Los efectos pueden ser continuos (arrugas y pliegues) o discontinuos (grietas, fisuras y fracturas). Los factores responsables son la profundidad de enterramiento y la carga litostática, las características del sedimento (como tamaño de grano, clasificación, competencia y el grado de litificación o diagénesis), y las propiedades intrínsecas de los elementos (como la morfología, tamaño, ornamentación, etc.), las cuales van a determinar la resistencia del elemento a la deformación.

En una deformación continua, el elemento conodontal actúa de forma dúctil frente a un esfuerzo y como respuesta a éste se pliega. En elementos pectiniformes se puede observar como la lámina libre, por su morfología, es la que suele deformarse con más facilidad (Lám. 10, Fig. 9; Lám. 15, Fig. 7) pero, en algunos casos, la plataforma puede encontrarse plegada también (Lám. 10, Fig. 10). El elemento conodontal puede llegar a romperse si el esfuerzo que lo está plegando continúa o aumenta su intensidad (Lám. 10, Figs. 10, 12). Los

pliegues producidos por distorsión se diferencian de los patológicos, en que estos últimos suelen afectar fundamentalmente, a los procesos de los elementos ramiformes o a la lámina libre de los pectiniformes de plataforma, y en que estos pliegues suelen ser más sutiles y suaves. Además, en el caso de los pliegues debido a distorsión mecánica pueden llegar a observarse fenómenos de presión-disolución donde se produjo la deformación tal y como se explica en el apartado de disolución.

Por lo general, las estructuras más delicadas en los elementos conodontales como cúspide y denticulos, son más susceptibles de verse fisurados o fracturados (distorsión discontinua) (Lám. 10, Figs. 10, 12; Lám. 11, Figs. 1, 2, 4-8, 13, 14; Lám. 12, Figs. 1-9, 14, 15) presentando fracturas perpendiculares a ellos y perdiéndose parte del elemento (p. ej., Lám. 10, Figs. 10; Lám. 11, Figs. 4, 6-8, 11; Lám. 12, Figs. 1, 2, 8, 9). En elementos ramiformes, aparte de denticulos y cúspide, se pueden encontrar los procesos fracturados (Lám. 11, Figs. 4, 11) y es común en elementos pectiniformes de plataforma, la pérdida de denticulos de la lámina libre o la separación de la lámina libre y la plataforma, con posible pérdida de alguno de estos elementos (Lám. 10, Fig. 10; Lám. 11, Fig. 6).

Según JEPSSON (2005), el ataque físico de la roca que se realiza en el campo y/o en el laboratorio (para reducir la muestra de roca en trozos más pequeños y conseguir un ataque químico más efectivo) puede ser responsable de una gran parte de los elementos fracturados (posiblemente en los ejemplares de la Lám. 10, Fig. 9; Lám. 12, Figs. 4, 6). En ocasiones es sencillo distinguir cuándo la fracturación es debida a la manipulación de la muestra porque se consiguen recuperar durante el triado del residuo insoluble las distintas partes del elemento conodontal fracturadas durante la disgregación de la roca y estas fracturas presentan bordes agudos y sin desgaste (Lám. 12, Fig. 5).

Si los elementos se vieron fracturados debido a transporte al ser puestos en suspensión en fase acuosa, previamente a su enterramiento, las superficies de fractura no son netas ni agudas, y suelen encontrarse pulidas por abrasión (ver apartado "Abrasión"), lo que indicaría que la fracturación tuvo lugar en la fase bioestratigráfica. En cambio, si el elemento conodontal, aunque fracturado, se encuentra completo, en el sentido de que todas sus partes se encuentran juntas, por hallarse cementadas entre sí, o sin haberse separado completamente, es muy probable que la fracturación se haya producido durante la fase fosildiagenética (Lám. 10, Figs. 12-14; Lám. 11, Figs. 1, 2, 4, 5, 11, 12, Anexos Xa-c; XIa, b). En esta fase la fracturación podría deberse a la compactación del sedimento que lo engloba debido un aumento en la carga litostática, esfuerzos tectónicos o descompresión. Un aspecto a tener en cuenta en este último caso es que no hay que confundir este tipo de fracturación y cementación, con la producida por reparación del elemento conodontal fracturado en vida del conodonto [Patología *Fractio*, WEDDIGE (1990)].

Abrasión

La abrasión es el desgaste mecánico de los elementos conservados, fundamentalmente debido a la acción de partículas transportadas por el agua o el viento, así como por el rozamiento entre éstos. El resultado es que las superficies externas se pulen y redondean y que sus relieves positivos pueden aparecer muy desgastados e incluso obliterados. Este proceso tiene lugar, fundamentalmente, en la fase bioestratinómica.

BROADHEAD & DRIESE (1994) realizaron estudios experimentales con elementos conodontales para averiguar los efectos de la abrasión sobre éstos por transporte en un medio acuoso así como por transporte eólico en presencia de granos de cuarzo de tamaño arena. Deseaban conocer si los resultados de sus experimentos se correspondían con sus observaciones sobre los elementos conodontales extraídos de calizas submareales y de areniscas de medios de dunas eólicas de la Formación Morgan del Pensilvánico medio en Utah y Colorado (E.E.U.U.). Los resultados de los experimentos de laboratorio con tubos que simulaban las condiciones de ambientes marinos de alta energía y de ambiente continental de facies de dunas coincidían con los grados de abrasión reconocidos por estos autores para los elementos conodontales en las dos litologías predominantes de dicha formación. Sugirieron que en medios marinos los conodontos, debido a su pequeño tamaño y a la alta viscosidad del medio, son relativamente resistentes a la abrasión y poco susceptibles de ser destruidos, incluso después de un transporte prolongado por los procesos de tracción, saltación o suspensión característicos de medios de alta energía, aún con la presencia de partículas sedimentarias (en este caso, granos de cuarzo) de tamaño arena. En cambio, en las facies de dunas costeras de la Formación Morgan, los elementos conodontales se encontraban significativamente desgastados, preservando los elementos P_1 , casi exclusivamente, la plataforma (faltaba la lámina libre) y, los relieves positivos de la ornamentación como los márgenes de los elementos conodontales, se encontraban pulidos y romos. Estos efectos coincidían con los obtenidos en sus estudios experimentales en un “tubo de viento” con elementos conodontales y granos de cuarzo de tamaño arena. BROADHEAD & DRIESE (1994) concluyeron que el transporte eólico, es mucho más efectivo a la hora de producir abrasión de un elemento conodontal que el transporte en medio acuoso, incluso en medios de alta energía y, el contacto grano-grano (granos de cuarzo de tamaño arena-elemento conodontal en su estudio) es mucho más efectivo en los primeros medios que en los segundos debido a que en medios marinos la viscosidad del agua amortigua el choque de las partículas. En los elementos conodontales del presente trabajo, los ejemplares provenientes de los niveles de las secciones de Akerchi 1 y 2 son en los que más claramente se observan los efectos de la abrasión. En concreto en las muestras de los niveles AK1/3 y AK1/2 (Lám. 12, Figs. 8, 9, respectivamente), y en el nivel AK1/7; los dos primeros niveles

están constituidos por calizas arenosas oolíticas de tipo packstone, ambos con estratificación cruzada y que han sido interpretados como depósitos de ambientes submareales de alta energía. El último nivel está formado por un gran paquete de caliza oolítica de tipo grainstone que representa una barra en un medio intermareal (AK1/7) (CÓZAR *et al.*, 2008a). En estos materiales se han recuperado muchos ejemplares con su contorno, así como otros sectores de la corona fracturados, pulidos y/o redondeados. La presencia de estos desgastes implica que, aunque según BROADHEAD & DRIESE (1994) en los medios marinos la abrasión de los elementos conodontales no es tan relevante como la observada en los ejemplares al ser transportados a medios continentales costeros, como en el caso de las dunas eólicas, un ambiente marino de alta energía es capaz de producir una cierta abrasión de los elementos conodontales, como se ha observado de las colecciones estudiadas en este trabajo.

En todo caso, hay que diferenciar en todo momento la abrasión del desgaste funcional, como se ha ilustrado anteriormente, el cual también produce superficies romas y pulidas. El segundo es consecuencia del rozamiento de los elementos conodontales entre sí cuando el conodonto vivía (PURNELL, 1995).

Disolución

Se trata de una alteración relacionada con la estabilidad química de los componentes de los elementos conservados. La actuación de este proceso en los fósiles depende de factores intrínsecos, como la composición mineralógica de los fósiles, la microestructura y arquitectura de los esqueletos, la existencia de ornamentación, la relación superficie/volumen, el tamaño, la existencia de relleno y cementación, y de factores extrínsecos, como el pH, la temperatura, la profundidad, la concentración de materia orgánica, la tasa de sedimentación, entre otros.

Los elementos conodontales pueden verse afectados por disolución tanto en la fase bioestratinómica como en la fosildiagenética, aunque debido a su composición mineralógica (apatito) su grado de estabilidad frente a este tipo de alteración es mayor que el de otros restos esqueléticos como los constituidos, por ejemplo, por calcita o aragonito.

En algunos ejemplares (Lám. 10, Figs. 10, 11; Lám. 11, Figs. 1, 2) se observa que, una vez después de haber sido fracturados se encuentran unidas sus partes nuevamente y que el cemento que los amalgama suele ser fosfático, con contenido en Ca, aunque también las partes fracturadas pueden estar unidas por otros componentes de la matriz que los engloba como cuarzo y filosilicatos (Anexos Xa-b; XIa, c). En estos casos se puede considerar que debido a fenómenos de compactación, se produjo una fracturación del elemento y disolución del apatito, el cual habría actuado como cemento para unir las piezas fracturadas del elemento conodontal. Como

este proceso afecta a elementos que están aislados dentro de la matriz de la roca de los niveles donde se recuperaron, cabe suponer que los elementos afectados por este proceso se encontrarían en contacto con otras partículas poco dúctiles (duras) que durante la compactación del sedimento habrían producido una mayor concentración de presión en el punto de contacto de ambos, fracturando el elemento conodontal. La fracturación y estos fenómenos de disolución bajo presión ocurren durante la fase fosildiagenética, por encontrarse el ejemplar completo formado por sus partes fracturadas, ya que al estar englobados dentro de una matriz se pudieron mantener juntas ambas partes. Si hubiera ocurrido en la fase bioestratinómica, algunos de los fragmentos podría haber sido puesto en suspensión y haberse perdido durante el transporte.

Un problema que ya observaron ZIEGLER *et al.* (1971) y VON BITTER (1972), y en el que hace especial hincapié JEPPSSON (JEPPSSON *et al.*, 1985, 1999; JEPPSSON & ANEHUS, 1995; JEPPSSON, 2005) y otros autores (PURNELL & DONOGHUE, 2005; VON BITTER & PURNELL, 2005), es que aunque los conodontos no son, por lo general, demasiado susceptibles de sufrir disolución de tipo tafonómico, sí lo son de sufrirla por el mismo proceso que se emplea para la extracción de estos elementos de la roca que los contiene. Al ser las rocas tratadas con ácido fórmico o acético, estos autores recomiendan incorporar una disolución tampón a la disolución principal o, en todo caso, controlar la reacción. Durante las tareas de laboratorio que permitieron obtener las colecciones que se estudiaron en este trabajo existió un estricto control de tiempo de exposición de la roca al ataque químico comprobando cada breves intervalos la cantidad de roca que quedaba por ser disuelta, el tiempo al que, a su vez, llevaba expuesta al ácido y la intensidad de la reacción. Ya fuese porque la disolución de la roca era muy rápida (gran cantidad de roca disuelta en poco tiempo) o porque era muy lenta (apenas se disolvía y el ácido era muy reactivo), muchas muestras fueron expuestas a la disolución de ácido fórmico o acético y agua menos de 24 horas, para evitar que los elementos liberados pudieran verse afectados por el ácido.

Cabe señalar que, por lo general, es complicado distinguir la disolución como proceso de alteración tafonómica de la disolución como efecto del proceso de extracción de los elementos conodontales. En todo caso, la disolución afecta de forma diferente a los distintos elementos conodontales, en función de su morfología, ornamentación y estadio ontogenético:

-según BURNETT & HALL (1992) la corona del conodonto estaba compuesta por una capa de materia orgánica externa, como se ha mencionado en el capítulo de Introducción al estudio de los conodontos. Además, estos autores asumieron que como la capa orgánica se encontraba presente en todos los estadios ontogenéticos de los elementos conodontales cubriendo la última lámina de apatito, ésta se habría depositado al final de

cada etapa de biomineralización, explicando a su vez, que estas capas de materia orgánica, en un principio externas, se preservasen como láminas internas en la estructura del elemento conodontal. Una vez producida la pérdida de la capa orgánica externa, la disolución podría continuar avanzando y afectar directamente a las láminas de apatito, dando como resultado que las distintas láminas de apatito del conodonto se encuentren diferenciadas y se “pele” lámina a lámina, afectando en un primer lugar a la última lámina, exponiéndose la penúltima y así sucesivamente. Para TROTTER *et al.* (2007) estos espacios interlamelares en realidad se corresponden con tejido que tiene una mayor porosidad bajo el Microscopio Electrónico de Transmisión y, por lo tanto, más susceptibles de ser disueltos y producir esta diferenciación entre láminas disueltas y otras que permanecen (Lám. 13, Figs. 4-6, 11, 12, 14-16).

-en algunos ejemplares pectiniformes carminiescados, la lámina libre o los nódulos de la carena se encuentran más afectados por este proceso que la parte de la plataforma que no se encuentra ornamentada (Lám. 13, Figs. 4-6, 11, 12; Lám. 15, Fig. 7). Esto puede ser debido a la orientación de los cristales dentro de las láminas de apatito. BURNETT & HALL (1992) señalan que los cristales tabulares o aciculares que componen las láminas de apatito pueden orientarse oblicua o perpendicularmente a la máxima dirección de crecimiento del elemento conodontal (ejes de crecimiento). Si los cristales se orientan paralelos al eje de crecimiento, en las zonas “planas” de la plataforma se disponen de forma perpendicular a la superficie de la lámina de apatito, mientras en las zonas de la plataforma con relieve o lámina libre, y de los procesos, se orientarán oblicuos a ésta y sus caras pinacoidales pueden solaparse (Fig. 7.2). Esta última disposición de los cristales permite que los fluidos penetren con más facilidad entre los cristales y entre las láminas, disolviendo a su vez las capas orgánicas interlamelares, y puedan producir la estructura ilustrada en las láminas.

-la disolución además puede progresar a favor de (i) fracturas, de forma que, en algunos casos, se exponen las distintas láminas de apatito (Lám. 11, Figs. 11, 12; Lám. 13, Fig. 10) en las superficies de las mismas, (ii) ornamentación negativa, como en el caso de elementos pectiniformes, cuyos surcos entre crestas o nódulos, surcos adcarenales o mediales, suelen ser los más afectados (Lám. 11, Figs. 1, 3, 9, 10; Lám. 12, Fig. 8, 10, 11, Lám. 13, Figs. 1, 2), porque además de la disposición de los cristales en estas zonas, representan estructuras negativas donde los fluidos disolventes se pueden concentrar actuando con más eficacia [equivalente en parte a la “Microtextura de disolución de superficie” de BLANCO-FERRERA (2011)], o (iii) relieves positivos como son nódulos y crestas (Lám. 11, Figs. 7-10; Lám. 12, Figs. 8, 9). BLANCO-FERRERA (2011) reconoce en este último caso la microtextura que denomina “Microtextura de disolución de la ornamentación”, producida cuando la disolución pro-

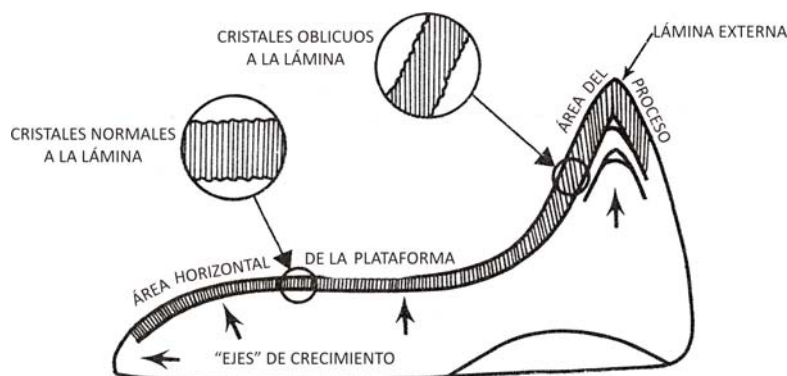


Figura 7.2- Disposición de los cristales de las láminas de apatito en una sección simplificada de un elemento pectiniforme según BURNETT & HALL (1992).

voca el vaciado de la ornamentación del conodonto, de forma que pueden quedar expuestas las láminas internas del conodonto.

- en elementos ramiformes con procesos con forma de barra y denticulos, o carminados tipo spathognatodonteiforme, los denticulos y la cúspide suelen verse más afectados por la disolución que la parte correspondiente a la barra de estos elementos (Lám. 2, Fig. 11, Lám. 3, Figs. 17-20, Lám. 8, Figs. 3, 6, 9, 13-19; Lám. 11, Fig. 5; Lám. 12, Figs. 6, 14, 15; Lám. 13, Figs. 9, 10).

- la cavidad basal y los surcos asociados, son zonas que pueden ser fácilmente afectadas por disolución, especialmente sus márgenes (Lám. 3, Figs., 17, 20; Lám. 4, Fig. 10; Lám. 8, Figs. 1-4, 13, 14, 16, 18, 19; Lám. 9, Fig. 14; Lám. 11, Figs. 11, 12; Lám. 12, Figs. 2, 6, 14, 15; Lám. 13, Fig. 10; Lám. 14, Figs. 5, 9). La cavidad basal presenta una concavidad y un surco que la atraviesa y que se extiende por ambos procesos en su parte "aboral". Éstos actúan como superficies de debilidad por las que pueden actuar los fluidos y los ácidos empleados en el tratamiento de laboratorio, penetrando por entre las láminas de apatito que se encuentran más expuestas, disolviéndolas.

- los elementos juveniles al estar constituidos por un menor número de láminas de apatito son más susceptibles de ser alterados por disolución que los adultos (comparar los ejemplares gerontes de *Idioprioniodus claviger* de la Lámina 9, Figuras 9-12 (Anexo XII), con los juveniles de la Lámina 11, Figuras 11-13; caso similar al de los ejemplares juveniles de *Gnathodus bilineatus* de la Lámina 13, Figuras. 4-13).

Bioerosión

La bioerosión es un tipo de alteración tafonómica producida por organismos perforantes o capaces de degradar centrípetamente los restos mineralizados y los tejidos más resistentes, valiéndose de medios mecánicos o por la actuación de ácidos orgánicos, anhídrido carbónico, enzimas u otros productos de su metabolismo. Ésta se produce durante la fase bioestratinómica.

Los primeros autores en observar "microborings" (=microperforaciones) en elementos conodontales fue-

ron ROHON & ZITTEL (1886) y las consideraron cavidades de parásitos, como mencionan KÖNIGSHOF & GLAUB (2004). MÜLLER & NOGAMI (1972) describieron e ilustraron diversos tipos de microcavidades presentes en elementos conodontales del Ordovícico que consideraron causadas por hongos, nematodos o anélidos. Como señalan KÖNIGSHOF & GLAUB (2004), basándose en los trabajos de ZEFF & PERKINS (1979), BUDD & PERKINS (1980) y GLAUB *et al.* (2002), los "microborings" se caracterizan por una morfología tubular, cuyos tubos presentan un diámetro menor a 100 µm y, son generados fundamentalmente, por cianobacterias euendolíticas, algas clorofíceas, rodofíceas u hongos, como se observa en ambientes actuales. La importancia de los microendolitos radica en que su morfología es congruente con el organismo que lo produjo, y permite la comparación de los "microborings" fósiles con los realizados por organismos modernos. Esto posibilita realizar inferencias batimétricas ya que muchos taxones de organismos endolíticos presentan un rango batimétrico muy limitado debido, fundamentalmente, a su modo de vida fotoautotrófico (cianobacterias, algas verdes y rojas) (KÖNIGSHOF & GLAUB, 2004). Los estudios de GLAUB (1994) en "microborings" de muestras de cuencas del Jurásico y algunas del Cretácico Inferior, le permitieron desarrollar un esquema batimétrico a partir de los icnotaxones e icnocenosis de "microborings", esquema que, posteriormente fue aplicado en cuencas del Silúrico y más modernas (VOGEL *et al.*, 1995, 1999; GLAUB & BUNDSCHUH, 1997, BUNDSCHUH, 2000) según KÖNIGSHOF & GLAUB (2004).

KÖNIGSHOF & GLAUB (2004) analizaron aproximadamente 300 elementos conodontales de taxones del Ordovícico, Devónico y Carbonífero en busca de "microborings", empleando la técnica de preparado de moldes por embebido en resinas, que les permitió encontrar abundantes evidencias en algunos de ellos (aproximadamente el 6% del material) de haber sido colonizados post-mortem, en su opinión, por organismos endolíticos. Distinguieron hasta cinco tipos de microcavidades en función de su morfología, reconociendo tubos con y sin ramificaciones, agregados en forma de racimos de uvas, cadenas de cavidades con morfología cónica, entre otras, y los compararon con "microborings" ya conocidos en sustratos carbonatados. Tres de

las microcavidades eran muy similares a ciertos icnotaxones observados y comparables con los “microborings” causados por endolitos modernos, representando uno a la zona afótica, otra a la zona eufótica y el tercero a la zona eufótica-disfótica. Aunque otra de las microcavidades era similar a uno de los icnotaxones reconocidos en sustratos carbonatados, no pudieron determinar el organismo que lo pudo generar; mientras que para otro de los “microborings” no pudieron encontrar un icnotaxon al que compararlo.

En los ejemplares de Marruecos, un único elemento conodontal en el nivel AK1/7-2 (Lám. 14, Figs. 1-4) presenta su plataforma completamente cubierta por cavidades pseudorregulares de distintas dimensiones, pero menores a las 60 μm (Anexos XVIIIa, b). Al ser el único ejemplar extraído de ese nivel que presenta ese aspecto y que, al observar los casos de disolución y abrasión en los ejemplares de la Fm Akerchi, es posible considerar que el mecanismo de producción de esas cavidades sea la actividad de organismos endolíticos.

Recubrimientos minerales

Recrecimientos o sobrecrecimientos

SARMIENTO (1993) denomina recrecimientos minerales a los materiales de diversa composición química que se desarrollan sobre la superficie de los elementos conodontales. BLANCO-FERRERA (2011), BLANCO-FERRERA *et al.* (2011) y SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA (2012b) prefieren emplear el término sobrecrecimientos minerales para los recubrimientos observados en elementos conodontales de sus colecciones de la Zona Cantábrica. BLANCO-FERRERA (2011) observó numerosos ejemplares que presentaban una textura sacarosa que analizada bajo Microscopio Electrónico de Barrido (MEB) se correspondía con distintos tipos de recubrimientos muy finos de apatito criptocristalino que crecieron epitaxialmente respecto de la superficie de los elementos conodontales y que se desarrollaron, generalmente, bajo condiciones diagenéticas. Debido a lo anterior, en este trabajo se prefiere emplear el término “recrecimiento mineral” o “sobrecrecimiento” para algunos de los recubrimientos minerales s.l. antes que el término encostramiento (elementos conservados recubiertos por envueltas o costras, por ejemplo: calcáreas u organógenas), ya que estos últimos se producen durante la fase bioestratinómica, y en los ejemplares estos recubrimientos se produjeron durante la fase fosildiagenética.

BLANCO-FERRERA (2011), BLANCO-FERRERA *et al.* (2011) y SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA (2012b) describieron diversos tipos de microtexturas de sobrecrecimiento relacionadas con la disposición, morfología, tamaño y génesis de los cristales de apatito. En las colecciones de la Meseta Central y de Tindouf se pueden reconocer hasta cuatro de ellas. Para su estudio se ha empleado el Microscopio Electrónico de Barrido (MEB), trabajando en las fotos de más detalle entre 750

(p. ej. Lám. 12, Figs. 11, 12) y 6000 aumentos (p. ej. Lám. 13, Fig. 8).

Microtextura en contramoldes (MTCM)—es la más común entre los ejemplares analizados y está formada por una red irregular de polígonos cuyos márgenes forman empalizadas de cristales de fosfato cálcico y que, en ocasiones, éstos pueden reflejar la morfología de los cristales que se encontraban adheridos a la superficie del elemento. Los cristales de apatito crecen desde la superficie del conodonto en los espacios presentes entre esta superficie y los granos del sedimento que los envuelve. En los ejemplares de las colecciones de Marruecos y, especialmente, en los de la Formación Tizra, este proceso es incipiente (Lám. 2, Fig. 16; Lám. 3, Fig. 11; Lám. 4, Figs. 3, 4; Lám. 5, Figs. 1-3, 6, 11, 12; Lám. 7, Figs. 5, 6; lám. 8, Fig. 6; Lám. 9, Figs. 3, 4, 9, 10, 14, 15; Lám. 14, Figs. 5, 6, 9-11; Lám. 15, 1-6) (Anexos XIV, XV, XVI).

Microtextura de cristales pequeños (MTCP)—Formada por una fina lámina de cristales anhedrales o subhedrales de apatito que pueden recubrir parcial o totalmente la superficie del elemento conodontal. En los ejemplares del presente trabajo se reconocen la variante incipiente, por ejemplo dentro de las áreas en las que se observa la superficie de la lámina externa de apatito del conodonto y que se encuentran rodeadas por otras microtexturas (Lám. 12, Figs. 12-13; Lám. 13, Fig. 8) y la evolucionada, en la que los cristales son subhedrales y laminares con una distribución bastante extensa (Lám. 15, Figs. 7-9; Anexo XVII).

Microtextura de cristales grandes (MTCG)—constituida fundamentalmente por cristales euhedrales a subhedrales con un hábito prismático desarrollados sobre la superficie “oral” del elemento. Dentro de esta microtextura los autores reconocen varios subtipos: (i) en bloque o “blocky” (MTCGB), de cristales equidimensionales con algunas caras hexagonales y con morfología en bloque, (ii) columnar (MTCGC), formada por cristales de fosfato largos y forma columnar, con una disposición más o menos orientada, (iii) denticular (MTCGD), en la que los cristales son prismáticos y de gran tamaño, con caras hexagonales en vista “oral” y caras rectangulares compuestas en vista “lateral” y, (iv) en abanico (MTCGA), en la que los prismas idiomórficos de gran tamaño pueden llegar a disponerse en columnas largas sobre las paredes del conodonto, adquiriendo una disposición en abanico. En el ejemplar de “*Gnathodus*” *homopunctatus* de la Lámina 13, en las Figuras 7 y 8 de la misma lámina se reconocen los cristales prismáticos de apatito que se disponen subparalelos a la superficie del elemento conodontal y que se orientan hacia sus márgenes, conformando la microtextura de cristales grandes columnares incipiente (MTCGC), ya que los cristales ni se encuentran muy desarrollados ni la microtextura presenta

una gran extensión, y en las zonas más cercanas a la carena y entre algunas zonas de cristales columnares se encuentran los cristales equidimensionales y con morfología en bloque de la microtextura de cristales grandes en bloque (MTCGB). Además, en las zonas circulares delimitadas por las microtexturas anteriores, puede reconocerse la microtextura de cristales pequeños (MTCP) y la microtextura inalterada y original de la lámina más externa del elemento conodontal (MTI). En el ejemplar de palmatólepido de la Lámina 15, Figuras 11 y 12, pueden reconocerse la microtextura de cristales grandes columnares (MTCGC) rodeando la carena, la microtextura de cristales en bloque (MTCGB) hacia los márgenes del elemento y, en la zona de la carena, algunos de los nódulos tienen una morfología pseudo-hexagonal en vista oral, correspondiéndose con la microtextura de cristales grandes denticulares (MTCGD).

Microtextura de recubrimiento irregular (MTRI)— es un recubrimiento heterogéneo, parcial o total de la superficie de los conodontos por cristales de fosfato y otros minerales (p. ej., cuarzo, carbonatos, etc.), que son discernibles a 900 aumentos. En este trabajo se ha diferenciado esta microtextura de los recubrimientos minerales s.l. En los ejemplares analizados esta microtextura se reconoce como un empaquetado denso de cristales subhedrales de apatito que envuelven la superficie oral del elemento conodontal (Lám. 14, Figs. 7, 8) o como un empaquetado abierto a cristales sueltos de fosfato cálcico y de otros minerales como por ejemplo cuarzo, filosilicatos y feldespato (Lám. 2, Fig. 12; Lám. 3, Figs. 1, 3, 5, 6, 14, 15; Lám. 4, Figs. 7, 10, 12, 16, 22, 23; Lám. 5, Figs. 1-3, 6; Lám. 6, Figs. 7, 8, 10, 12, 16, 18; Lám. 7, Figs. 1, 4, 10, 11, 14; Lám. 8, Fig. 12; Lám. 9, Figs. 3, 4, 9-12; Lám. 10, Figs. 3, 9, 12-14; Lám. 12, Fig. 5; Lám. 13, Figs. 3, 11-13; Lám. 14, Figs. 5-11; Lám. 15, Figs. 1-5). Esta microtextura también puede estar cubriendo otras microtexturas como la de contramoldes (Lám. 14, Figs. 5, 6, 9-11).

BLANCO-FERRERA (2011), BLANCO-FERRERA *et al.* (2011) y SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA (2012b) consideran que las microtexturas de contramoldes, cristales pequeños y de cristales grandes no se tratan, en su opinión, de una recristalización (neomorfismo) de los cristales que forman las láminas de apatito, sino de una movilización y neocrystalización de cristales de apatito en forma de recubrimientos delgados epitaxiales sobre la superficie de los elementos conodontales. En algunos ejemplares ilustrados por SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA (2012b, Figs. 2c1, c2) se puede observar por debajo de las envueltas de cristales de apatito, la lámina de microtextura inalterada (MTI) correspondiente a la última lámina de apatito que forma la corona del elemento conodontal sin ningún tipo de alteración. Esta misma situación puede reconocerse también en algunos de los ejemplares de Marruecos (Lám. 13, Figs. 4, 7, 8; Lám. 14, Figs. 5, 6; Lám. 15; Figs. 1-6).

SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA (2012b), basándose en los estudios de diversos autores, indican que, en el caso de la microtextura de cristales grandes, los procesos responsables citados generalmente para su formación suelen ser el enterramiento profundo, que implica un aumento de temperatura durante un prolongado período de calentamiento (PIERCE & LANGHEIM, 1970) o fluidos dolomitizantes (HELSEN, 1995; KÖNIGSHOF, 2003). En el caso de los conodontos de las colecciones de BLANCO-FERRERA (2011) y SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA (2012b), los elementos se extrajeron de calizas, y no dolomías, sin un enterramiento profundo (como atestiguan los valores bajos del Índice de Alteración del Color de los Conodontos o CAI de sus muestras) y, por lo tanto, no expuestas a temperaturas elevadas, de forma que la microestructura en cuestión se formó previamente a la compactación y litificación total de la roca (BLANCO-FERRERA *et al.*, 2011). Además, los elementos conodontales que presentan microtexturas de cristales grandes provienen frecuentemente de capas con una porosidad primaria o diagenética significativas, especialmente en ciertos niveles de las formaciones Baleas y Alba en la Zona Cantábrica (SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA (2012b). Estas formaciones se componen de calizas tipo packstone o grainstone de pelmatozoos o bioclásticos (Fm Baleas) o margas y calizas arcillosas nodulares con cefalópodos (Fm Alba), que suelen estar enriquecidas en minerales de oxi-hidróxidos de hierro y presentar abundantes restos fosfáticos, tanto conodontos como restos de peces (SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA, 2012b).

En general, la disponibilidad del fosfato necesario para la formación de estas microtexturas está relacionada, según los trabajos de otros autores analizados por BLANCO-FERRERA (2011) y SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA (2012b), con las fuentes de enriquecimiento de fosfato en el agua marina contenida en los poros del sedimento, como son: (i) la liberación de materia orgánica por descomposición microbiana (biodegradación) (PRÉVÔT & LUCAS, 1984), (ii) la resorción de fosfato a partir de oxi-hidróxidos de hierro mediante reacciones redox (BENMORE *et al.*, 1983) y (iii) la disolución de “debris” biogénico como el de los vertebrados (SUESS, 1979). La precipitación de apatito se produce en etapas tempranas de la diagénesis y, según SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA (2012b), aunque los procesos de precipitación de apatito autigénico no se encuentran lo suficientemente claros consideran que el proceso responsable más probable debe de ser la descomposición de la materia orgánica controlada a su vez, por la actividad microbiana, la formación de complejos orgánicos/inorgánicos intermedios y de las condiciones de Eh-pH (como señalan que expuso KRAJEWSKI *et al.*, 1994). En el caso de los elementos conodontales, SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA (2012b) proponen que debido a su pequeño tamaño, las áreas de la corona que estuvieran en contacto con los granos adyacentes del sedimento que los engloba podrían haber constituido sistemas cerrados o semi-cerrados que habrían favorecido la saturación en fosfato

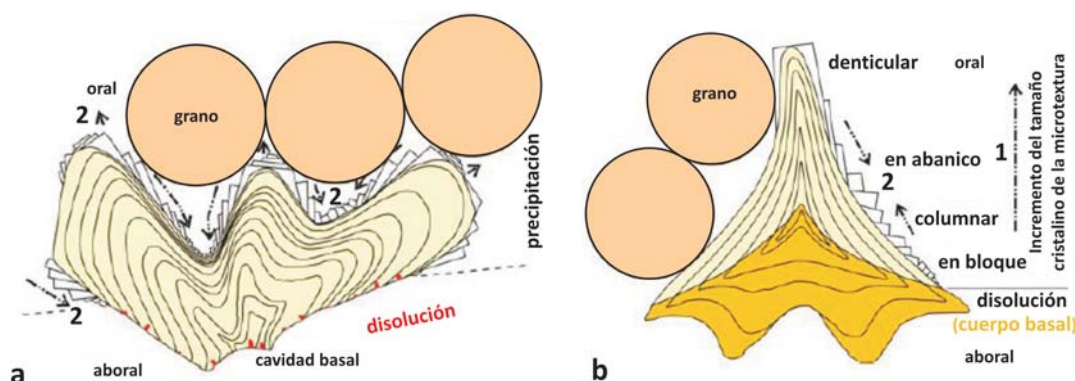


Figura 7.3.- a) Modelo de precipitación-disolución del fosfato según SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA (2012b). Puntos rojos: zonas de disolución del apatito del elemento conodontal. b) Polaridad de las distintas microtexturas sobre el elemento conodontal según SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA (2012b).

de los fluidos contenidos en los poros y la precipitación de éste cerca de la corona (Fig. 7.3a). Otro aspecto interesante que destacan estos autores es que otra más que probable fuente de fosfato para la precipitación de estas envueltas de apatito fuesen los cuerpos basales de los elementos conodontales, los cuales no suelen preservarse y recuperarse junto con las coronas. El cuerpo basal está formado por cristales de apatito más pequeños que la corona, presenta una mayor porosidad y un mayor contenido en materia orgánica, asociada a esta porosidad, lo que implica que su solubilidad es mayor que la del tejido lamelar hialino o la materia blanca de la corona. Su biodegradación no sólo habría liberado fosfato a los fluidos intersticiales sino que habría incrementado la acidez del área adyacente, favoreciendo el proceso de disolución.

BLANCO-FERRERA (2011) y SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA (2012b) observan una polaridad en la distribución de estas distintas microtexturas en la superficie de los elementos conodontales, especialmente en la distribución de la correspondiente a cristales grandes, como ilustran en numerosas figuras de su trabajo (SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA, 2012b; por ejemplo, Figs. 4a1-a4 y Figs. 6a-g, entre otras) y en el esquema de la Figura 9g (SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA, 2012b, pág. 723; Fig. 7.3b en este trabajo). Según este diagrama, de la base del elemento conodontal a la cúspide o denticulo se distingue un incremento en el tamaño de los cristales de las microtexturas de cristales grandes, de forma que (i) la de tipo bloque ("blocky") se encontraría hacia la base del elemento, (ii) a ésta le seguiría la columnar, (iii) la microtextura de tipo abanico, donde se suelen producir cambios en la curvatura del elemento (como por ejemplo en la zona las láminas donde se localiza el surco longitudinal en *Vogelgnathus*), y (iv) sobre los denticulos se desarrollaría la microtextura de cristales grandes de tipo denticular.

BLANCO-FERRERA (2011) y SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA (2012b) relacionan la polaridad de las distintas microtexturas de cristales grandes con la presencia de un gradiente químico pronunciado. De esta forma, en las zonas de proyección de la corona (cúspide, denticu-

los carena/lámina libre) se desarrollarían los cristales columnares y denticulares que representan la precipitación más antigua y los cristales de mayor tamaño. Serían áreas con una menor solubilidad (por su composición y baja permeabilidad) que se proyectan hacia los granos adyacentes, cuya disolución superficial podría facilitar la precipitación de apatito mediante un ligero aumento de la alcalinidad, precipitando también el fosfato presente en los fluidos de los poros y desarrollándose los cristales más grandes (BLANCO-FERRERA, 2011; SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA, 2012b). Estos autores han observado que en los elementos conodontales con valores CAI más elevados en su estudio (1,5-2), estas microtexturas se encuentran mejor desarrolladas, debido a que se han formado a mayor temperatura y presión, y a una mayor profundidad de enterramiento. Además, junto a esta microtextura se pudieron formar al mismo tiempo la microtexturas de cristales pequeños y de contramoldes, aunque por lo general SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA (2012b) señalan que la de cristales grandes se habría formado posteriormente a estas últimas. Sobre los cristales columnares y denticulares se superpondría la siguiente generación de cristales, columnares y de menor tamaño que los anteriores y por último, rellenando las depresiones de la corona o los laterales del elemento conodontal, precipitaría una generación de cristales grandes de tipo bloque ("blocky") o laminares (BLANCO-FERRERA, 2011; SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA, 2012b). Estos cristales también pueden precipitar sobre los cristales ya existentes sobre las proyecciones de la corona, donde todavía puede existir espacio entre la proyección y los granos del sedimento que la rodea. El menor tamaño de estos cristales puede deberse, como señalan SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA (2012b), a una disminución en la disponibilidad de fosfato y/o a una ralentización en la tasa de crecimiento de los cristales con el tiempo o tal vez con el enterramiento.

La microtextura de recubrimiento irregular suele ser la última en formarse sobre el elemento conodontal, como indica BLANCO-FERRERA (2011). Según esta autora, la formación de estos sobrecrecimientos respondería a procesos distintos ocurridos a lo largo de un tiempo dilatado. En el caso de los ejemplares pertenecientes a

sus colecciones de la Zona Cantábrica, su formación podría tener distintos orígenes, ya sea debida a compactación, a la deformación varisca y migración de fluidos en relación con cabalgamientos presentes en su área de investigación o a epidiagénesis tardía por precipitación a partir de fluidos hidrotermales.

En las colecciones de conodontos, tanto de la Meseta Central como de la Cuenca de Tindouf, la formación y el nivel donde son más comunes los conodontos con estas microtexturas es en la Fm Tizra, en el nivel correspondiente a las facies de destrucción del montículo microbiano de TZ2/4. Las muestras de estos niveles son grainstones bioclásticos, con presencia de óxidos de hierro (limonita) y con una de las mayores abundancias de elementos conodontales de la colección. La microtextura en contramoldes es la más común de todas las observadas, y en el caso de los ejemplares del taxón *Idioprioniodus*, es junto con la de recubrimiento irregular, la única que se desarrolla. Las microtexturas de cristales pequeños y de cristales grandes se observan sobre elementos pectiniformes carminiescafiados (i.e. *Gnathodus*, *Lochriea*), mientras que la microtextura de recubrimiento irregular suele reconocerse en todo tipo de taxones y es bastante común. Cabe destacar, como se indica en el apartado de Carbonificación, que el valor CAI es de 2,5-3 en los ejemplares de este nivel de la Fm Tizra, representando valores bajos, similares a los del estudio de BLANCO-FERRERA (2011), BLANCO-FERRERA *et al.* (2011) y SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA (2012b). Estas microtexturas también son comunes en los elementos extraídos de las capas superiores de la Fm Ouarkiz, caracterizadas por ser calizas bioclásticas wackestone y packstone, con presencia de óxidos de hierro (muchos bioclastos presentan tonos rosáceos a rojizos o amarillentos) de medios submareales poco profundos.

Recubrimientos minerales s.l.

Desde un punto de vista más general, en ocasiones, algunos elementos conodontales fueron incluidos en materiales que condicionaron su fosilización, como por ejemplo, las asociaciones de elementos conodontales asociadas a una película marrón encontradas por SCOTT (1969). ALDRIDGE (1987), por la disposición caótica de los elementos, que además se encontraban rotos y no constituían aparatos completos, interpretó el material de Scott como asociaciones fecales producidas por otro organismo que no era el animal conodonto.

Los recubrimientos minerales más comunes en los elementos conodontales de Marruecos son de minerales presentes en la matriz de la cual se extrajeron. Mediante espectrometría de dispersión de rayos-X (EDAX) los minerales identificados suelen ser cristales de cuarzo, calcita, apatito, feldespato, óxidos de hierro (limonita) y filosilicatos (illita fundamentalmente) (Lám. 3, Figs. 8, 19, 20; Lám. 4, Figs. 2, 5, 10, 19; Lám. 6, Figs. 4, 23; Lám. 10, Figs. 10, 11; Lám. 11, Figs. 11, 12; Lám. 12, Fig. 10; Lám. 13, Fig. 13; Lám. 15, Figs. 10, 11 y Ane-

xos Xa, Xc, XIX, XX, XXI). En muchos de estos casos, pueden corresponderse con restos de la matriz que no fueron completamente eliminados durante el ataque químico de la roca para la extracción de los elementos conodontales y se diferencian de la microtextura de envuelta irregular descrita por BLANCO-FERRERA (2011) y BLANCO-FERRERA *et al.* (2011) en que en esta última los cristales pueden formar envoltas parciales o totales sobre la superficie del elemento y en que suelen presentar un empaquetamiento más ordenado que en el caso de los recubrimientos minerales s.l.

Relleno sedimentario

Las cavidades existentes en los elementos conservados pueden estar ocupadas por partículas sedimentarias o por cementos que precipitaron dentro de ellas. Estos procesos ocurren tanto en la fase bioestratinómica como fosildiagenética.

En los elementos conodontales la única cavidad que puede ser susceptible de estar rellena o cementada es la cavidad basal de la corona, una vez producida la pérdida del cuerpo basal. Por lo general, los ejemplares de Marruecos no presentan ningún tipo de relleno de la cavidad, pero en algunos casos ésta se puede encontrar parcialmente ocupada por material que formaba parte de la matriz que englobaba al elemento conodotal (Lám. 1, Fig. 17; Lám. 8, Fig. 6).

Necrocinesis y desplazamientos fosildiagenéticos

La necrocinesis comprende cualquier desplazamiento ascendente, descendente y/o lateral de un elemento conservado antes de su enterramiento, mientras que los desplazamientos fosildiagenéticos son los transportes posteriores al enterramiento. Estos últimos suelen ser debidos a la compactación y a la acción de los organismos bioturbadores.

Desarticulación

Los elementos conodontales de la presente colección se recuperan como elementos discretos y no en una asociación natural ni como “clusters”, implicando que los aparatos conodontales de los distintos conodontos se encuentran desarticulados. A un nivel más detallado, también se observa la desarticulación del cuerpo basal del elemento respecto de la corona. La primera situación se produce fundamentalmente por transporte lateral en ambiente acuático, mientras que en la segunda, otros factores podrían haber actuado para producir la pérdida del cuerpo basal, como por ejemplo, la disolución de éste durante la diagénesis temprana para producir posteriores neocristalizaciones de recubrimientos epitaxiales de cristales de fosfato sobre la corona de los elementos conodontales (BLANCO-FERRERA, 2011; BLANCO-FERRERA & SANZ-LÓPEZ, 2011 y SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA, 2012), o el tratamiento químico al que son expuestos para su extracción. Esta última

causa también podría explicar que los elementos se encuentren aislados individualmente y no como una asociación o “cluster”. Las muestras fragmentadas en el tratamiento físico fueron observadas una a una para reconocer posibles asociaciones de elementos conodontales que pudieran encontrarse relacionadas anatómicamente como en las asociaciones naturales pero no se hallaron evidencias de ello. En alguna muestra fragmentada de roca de los montículos microbianos de la sección de Tizra 2 se pudieron reconocer en *visu* elementos conodontales, pero sólo se identificaron como elementos discretos y en ningún momento asociados anatómicamente con otros elementos del aparato conodontal de su mismo género y/o especie.

Dispersión y reagrupamiento

Después de la producción, los elementos conservados tienden a ser desplazados por la energía del ambiente externo hasta adquirir una posición mecánica más estable. En diversos estudios sobre conodontos, varios autores mencionaron sobrerrepresentación de algunas morfologías de elementos (i.e. sobrerrepresentación de elementos pectiniformes respecto de ramiformes) o de formas juveniles respecto de adultas, observadas en determinados niveles. Además, no se mantenían los ratios de los distintos tipos de elementos conodontales que formaban los aparatos conodontales en colecciones de elementos discretos respecto de las observadas en las asociaciones naturales. PURNELL & DONOGHUE (2005) mencionan que se propusieron diversas hipótesis de carácter biológico para explicar estos fenómenos. Por ejemplo, según estos autores, CARLS (1977) no consideraba la posibilidad de una selección post-mortem sino que la sobrerrepresentación de elementos P_1 se debería fundamentalmente a que éstos se “mudarían” y reemplazarían más frecuentemente que otros elementos del aparato. MERRIL & POWELL (1980) también propusieron una explicación biológica para el fenómeno de sobrerrepresentación, ya que según su hipótesis la composición del aparato conodontal variaba durante el desarrollo ontogenético del animal conodonto. Según estos autores, las formas juveniles tendrían un aparato conodontal compuesto únicamente por elementos ramiformes (S y M), estadios posteriores presentarían elementos ramiformes (S y M) y pectiniformes (P), y las formas adultas y gerontes sólo poseerían elementos pectiniformes de plataforma. Basándose en esta hipótesis, SWEET (1988) señaló que en condiciones limitadas de disponibilidad de fosfato, el conodonto no desarrollaría elementos S y M. PURNELL & DONOGHUE (2005) señalan que esto último implicaría que en determinados ambientes, tendríamos aparatos conodontales compuestos únicamente por elementos P. Por último, según PURNELL & DONOGHUE (2005), ELLISON (1968) y VON BITTER (1972) consideraron la posibilidad de que procesos post-mortem como la selección por transporte pudiera ser responsable en una cierta medida de los fenómenos de sobrerrepresentación.

En los años 90, diversos investigadores realizaron estudios experimentales sobre el comportamiento hidrodinámico de los elementos conodontales discretos en medios acuosos para conocer hasta qué punto procesos post-mortem como la selección hidrodinámica podrían afectar a la composición de las asociaciones de conodontos y, por lo tanto, podrían introducir sesgos que afectasen a los análisis paleobiológicos o paleoecológicos posteriores.

BROADHEAD *et al.* (1990) observaron que los distintos tipos de elementos conodontales poseían una trayectoria de decantación de tipo espiral o helicoidal, rotando cada tipo de elemento a una distancia variable del eje de la espiral y con radios distintos. La trayectoria de cada elemento estaba controlada por la ubicación en éste de su centro de masa y se orientaban con su eje de mayor longitud e intermedios perpendiculares a la línea de descenso. Para estos autores, el comportamiento hidrodinámico de los elementos conodontales equivaldría al de esferas de fosfato de tipo arcilla de tamaño grueso o de arena de tamaño fino. Señalaron además, que su velocidad de caída dependía de su morfología y de su densidad, por lo que por su forma irregular y su elevada relación entre su superficie-área y el volumen se habrían mantenido fácilmente en suspensión en fluidos con una componente vertical de turbulencia, como los existentes en ambientes marinos someros o de plataforma. Concluyeron que el distinto comportamiento hidrodinámico de las diferentes morfologías de elementos conodontales sería una causa importante tanto de la diferencia de ratios en la composición de las asociaciones de conodontos (i.e. de la esperada por las asociaciones naturales para una especie determinada y de la obtenida finalmente para esa misma especie registrada), como de su selección por tamaño y forma. Además, los elementos ramiformes y coniformes tendrían una diferencia de velocidad de caída del 10% respecto de los pectiniformes de plataforma, por lo que los primeros podrían sufrir un desplazamiento lateral diez veces mayor que los de plataforma. BROADHEAD *et al.* (1990), a partir de este estudio concluyen que el análisis paleoecológico de las asociaciones de conodontos formadas a partir de elementos discretos y de una única muestra de un nivel puede inducir a error si no se tiene en cuenta la posibilidad que un proceso post-mortem como el transporte haya remodelado la composición original de la asociación.

A una conclusión similar llegó MCGOFF (1991) al realizar su estudio experimental sobre la hidrodinámica de los elementos conodontales. Empleó elementos ramiformes (S_{1-2} y S_{3-4}) y pectiniformes de *Polygnathus* (P_1 y P_2), P_1 de *Icriodus* y P_1 de *Palmatolepsis*, y analizó la trayectoria y velocidad de caída de cada uno de ellos en una columna de decantación. Observó que durante el proceso de decantación, todos los elementos descendían rotando alrededor de un eje central y sin traslación lateral, que no parecía que se inclinasen durante el descenso y que los elementos caían con la máxima proyección de sus áreas perpendiculares a la

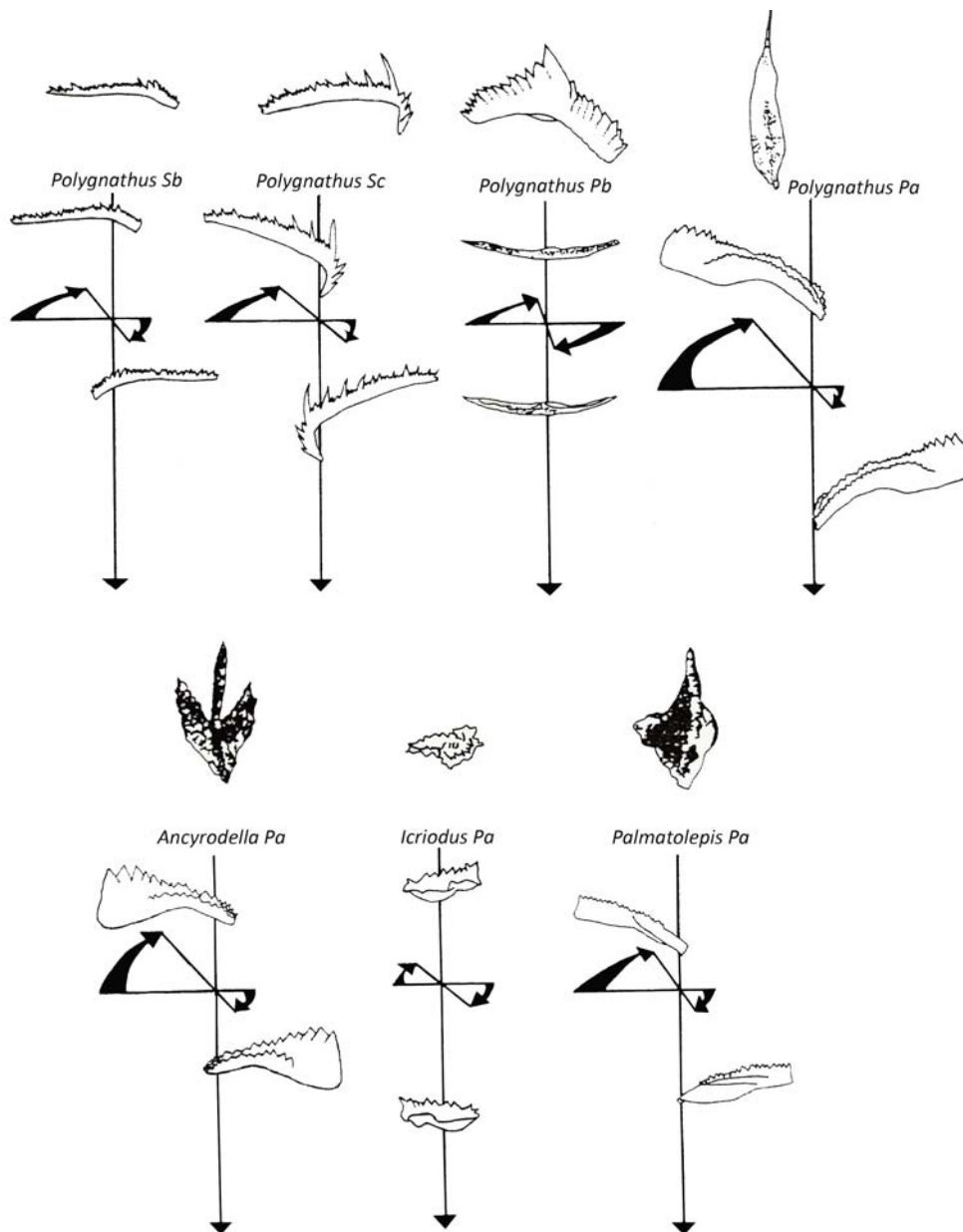


Figura 7.4.- Trayectorias de decantación de diferentes tipos de elementos en función de su morfología. Según McGOFF (1991).

dirección de caída (Fig. 7.4), aunque el ángulo respecto de la horizontal en que lo hacían dependía de la distribución de la masa en el elemento conodontal.

Respecto a la velocidad de caída de una partícula, como indica McGOFF (1991), ésta es de la misma magnitud que la de la corriente necesaria para ponerla en suspensión y transportarla y depende del área, masa y densidad de la partícula, parámetros que no suelen medirse rutinariamente, especialmente si hay involucradas muchas partículas. Por ello, la autora consideró para los elementos conodontales un parámetro que pudiera ser medido fácilmente y que facilitara una observación rápida de sus características hidrodinámicas. Seleccionó la forma y, en concreto, la longitud (debido al crecimiento anisométrico de los conodontos), ya que permitiría considerarla como una aproximación más o menos

directa del tamaño del elemento. Constató que para cada elemento conodontal estudiado se podía obtener una correlación positiva entre la longitud del elemento y su velocidad de caída. Así, en los elementos conodontales de formas “simples” se podía observar que los elementos equidimensionales de *Icriodus* tenían la mayor velocidad de decantación, seguidos por los elementos “laminares” P_2 de *Polygnathus*, los elementos alargados S_{1-2} de *Polygnathus*, los P_1 de *Palmatolepis* y los S_{3-4} de *Polygnathus* (Fig. 7.4). McGOFF (1991) señaló también que, en el caso de elementos conodontales con formas más complejas, la longitud no es un parámetro adecuado para conocer el comportamiento hidrodinámico. En función de lo anterior indicó que los elementos ramiformes S serían los que más fácilmente podrían ser puestos en suspensión y transportados por una corriente, seguidos de los elementos pectiniformes P_1 y P_2 , lo que implicaría

que una acumulación y, por tanto, sobrerrepresentación de elementos P en “lags” se vería favorecida incluso en ambientes con condiciones energéticas bajas. Los elementos ramiformes S al poder ser más fácilmente transportados son los que suelen encontrarse relativamente peor preservados y, a su vez, éstos tienen una mayor susceptibilidad de ser trasladados del lugar en el que se produciría la descomposición del animal. Concluyó que a la hora de realizar análisis paleoecológicos de las asociaciones recuperadas habría que evaluar si los elementos pudieron haber sufrido transporte porque la abundancia relativa de un taxón en un ambiente en particular podría ser debida a un fenómeno ecológico real o el resultado de selección hidrodinámica. El comportamiento hidrodinámico de los elementos conodontales también sería una de las principales causas de la sobrerrepresentación de un tipo determinado de elemento así como de las biofacies mezcladas, producidas por transporte a favor de la pendiente de conodontos de diversos ambientes.

En las colecciones de Marruecos del presente estudio, hay niveles donde apenas se han recuperado elementos conodontales y otros en los que existe un gran número de ellos (Anexos I-V). En el primer caso, se considera que el transporte lateral es la causa fundamental de su escaso número, mientras que en los segundos es conveniente evaluar hasta qué punto la asociación recuperada es similar a la esperada en ese ambiente determinado o si, por el contrario, no representa al ambiente por haber sufrido transporte y selección. De todas las muestras que han producido elementos conodontales, las correspondientes a las facies de destrucción del montículo microbiano de la sección de Tizra 2 (TZ2/4), del techo de Akerchi 1 y de determinados niveles de Akerchi 2 y de Idmarrach 2 (ID2/8) son las que han proporcionado un mayor número de ejemplares.

En la sección de Tizra 2, el único nivel en el que se ha recuperado un número elevado de ejemplares como para evaluar los efectos del transporte ha sido en las muestras del nivel TZ2/4. Dentro de estas muestras, los taxones *Idioproniodus*, *Gnathodus* y *Lochriea* son los componentes mayoritarios. En las Figuras 7.5A, B y C, se representan los porcentajes de tipos morfológicos de elementos de las muestras TZ2/4-1, Pc2402 y TZ2/4-2, respectivamente. Los elementos pectiniformes carminiescafiados, que ocupan las posiciones P₁ (i.e. elementos de *Gnathodus* y *Lochriea*), son las formas más abundantes tanto en TZ2/4-1 como en Pc2402, mientras que es la segunda morfología en abundancia en la muestra TZ2/4-2. En las dos primeras muestras, la segunda forma mejor representada es la de los elementos ramiformes digirados, típica de los elementos P y S₂ del aparato conodontal del taxón *Idioproniodus*. Los elementos ramiformes dolobrados y bipennados (elementos de posiciones M y S respectivamente) y los elementos pectiniformes angulados presentan valores intermedios mientras que los valores más bajos corresponden a los elementos pectiniformes carminados, carminiplanados y ramiformes alados (elementos P₁, por ejemplo de *Hin-*

deodus, *Mestognathus*, y S respectivamente). En función de lo anterior, se observa que los elementos ramiformes podrían haber sufrido mayor transporte que los pectiniformes. Para constatar este aspecto, se ha analizado la composición de los aparatos conodontales de los taxones multielementales mejor representados por su elevado número de ejemplares y que tenían los aparatos más completos.

En las Figuras 7.6, 7.7 y 7.8, se representan en los diagramas de barras los elementos que componen los aparatos conodontales de diversos taxones y el número de ejemplares para cada uno de ellos, así como el número de ejemplares sinestrales y dextrales de cada elemento del aparato conodontal en los niveles TZ2/4-1, Pc2402 y TZ2/4-2, respectivamente. De esta forma, en las Figuras 7.6A, 7.7A y 7.8A se encuentran representados el total de ejemplares de los distintos elementos P₁ de las diversas especies de *Gnathodus* identificadas, así como el total de elementos P₂, M y S, que constituyen los elementos vicariantes de sus aparatos conodontales. Las Figuras 7.6B 7.7B y 7.8B representan los mismos diagramas pero para *Idioproniodus*, y en las Figuras 7.6C, 7.7C y 7.8C se encuentran representadas las composiciones del aparato conodontal de la especie *Lochriea commutata*, única especie reconocida para el género multielemental *Lochriea*.

Los elementos más abundantes en las asociaciones estudiadas son los pectiniformes carminiescafiados, representados en las figuras por los elementos P₁ de las especies de *Gnathodus* y los elementos P₁ de *Lochriea commutata*. Como se puede observar en las Figuras 7.6A, 7.6C, 7.7A, 7.7C, 7.8A, 7.8C, el número de elementos P₁ es mucho mayor que el del resto de elementos que componen sus aparatos conodontales. Esto se debe a que los elementos M y S son elementos ramiformes muy pequeños y frágiles, con unos procesos “posteriores” largos que suelen romperse con facilidad y que son muy susceptibles de ser puestos en suspensión como ya señalaron BROADHEAD *et al.* (1990) y MCGOFF (1991). De hecho, como indican BROADHEAD *et al.* (1990) pueden sufrir un desplazamiento lateral hasta diez veces mayor que los elementos pectiniformes, incluso en condiciones de baja energía (MCGOFF, 1991) como son las de los montículos microbianos, aunque cabe señalar que en algunos momentos se debieron producir condiciones energéticas mayores que permitiesen la acumulación, en los laterales del montículo, de los elementos destruidos que se encontraban en la parte superior del mismo. Los elementos que ocupan posiciones P₂, que en *Gnathodus* son elementos pectiniformes angulados, presentan una morfología de lámina alargada que también es propensa a fracturarse. De hecho, los elementos pectiniformes carminiescafiados que poseen una parte “anterior” (en posición ventral) que es una lámina y una parte “posterior” (en posición dorsal) en forma de plataforma, suelen fracturarse por la zona de unión de ambas y dispersarse. Según MCGOFF (1991) los elementos pectiniformes angulados tendrían un

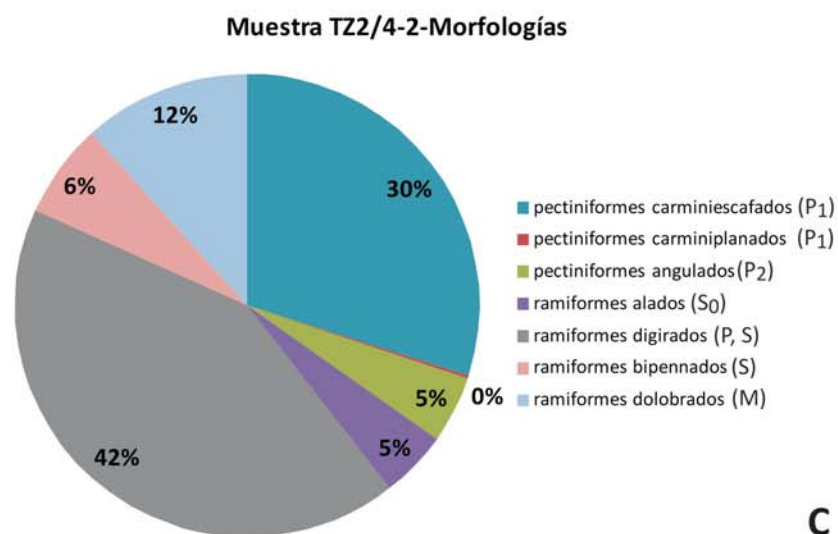
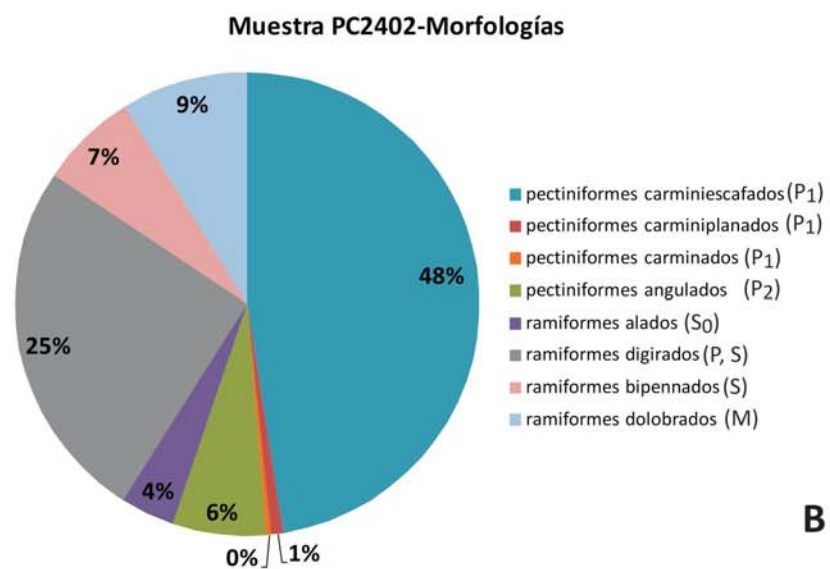
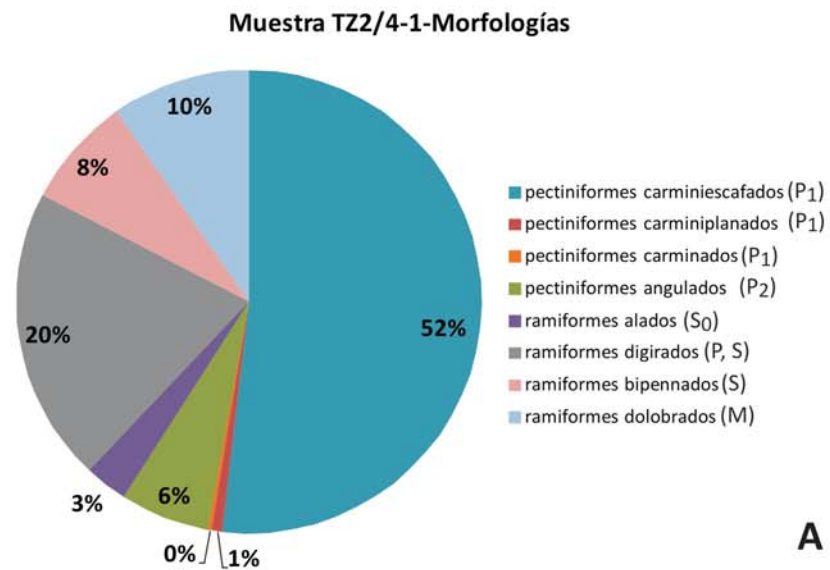


Figura 7.5.- Morfologías de elementos conodontales presentes en las muestras del nivel TZ2/4 de la sección Tizra 2 (Formación Tizra, región de Adarouch). A) TZ2/4-1. B) Pc2402. C) TZ2/4-2.

rango de desplazamiento intermedio entre los elementos P_1 de tipo pectiniforme carminiescafo y los S de tipo ramiforme. Una situación similar se observa en los elementos del aparato de *Lochriea*.

En cuanto a los elementos P_1 tanto de *Gnathodus* como de *Lochriea*, el número de formas sinestrales y dextrales presentan unos valores muy similares; no se observa un predominio claro de que un tipo sea más susceptible de ser desplazado que el otro.

El caso de los elementos de *Idioprioniodus* es particular (Figs. 7.6C, 7.7C y 7.8C). Los elementos son de tipo ramiforme y como se ha visto, este tipo de elementos pueden ser puestos en suspensión y ser transportados con más facilidad que los pectiniformes de plataforma, (p. ej. los elementos M y S de *Gnathodus* y *Lochriea*). En las Figuras 7.5A, B y C se observa que los elementos ramiformes digirados son el segundo tipo morfológico más abundante en las muestras TZ2/4-1 y Pc2402 y el primero en la muestra TZ2/4-2. El que no hayan sido transportados en la misma medida que los elementos ramiformes de *Gnathodus* y *Lochriea* se debe a que, incluso las formas juveniles de *Idioprioniodus*, son más robustas y se encuentran más desarrolladas que los elementos ramiformes de los primeros. Los elementos ramiformes alados, bipennados y dolobrados presentan valores intermedios en cuanto a representación, como se observa al comparar los gráficos de sectores con los de barras. Esto se debe a que estos tipos morfológicos se encuentran representados fundamentalmente, por los de *Idioprioniodus*, que son mucho más robustos ya que, proporcionalmente, la presencia de este tipo de elementos de *Gnathodus* y *Lochriea* es mucho menor, debido a que pueden ser más fácilmente transportados (BROADHEAD *et al.*, 1990; MCGOFF, 1991). Aunque los elementos de *Idioprioniodus* también deben haber sufrido transporte, como se ve claramente en algunos de ellos como los metalonchodínidos (elementos S_1), se han obtenido tanto formas sinestrales como dextrales de los distintos elementos y, además, con valores similares. Todos estos datos indican que *Idioprioniodus* era un taxón muy importante dentro de la asociación de conodontos original del montículo microbiano del nivel de TZ2/4.

Las asociaciones de conodontos analizadas en las muestras de las facies de destrucción del montículo microbiano de la sección de Tizra 2 presentan una composición muy similar, variando en algún componente minoritario (Anexo I). Dentro de éstas se reconoce la existencia de transporte lateral, especialmente si se compara el número de ejemplares de elementos ramiformes alados, dolobrados y bipennados respecto al de pectiniformes y ramiformes digirados. En el caso de los taxones *Idioprioniodus*, *Gnathodus* y *Lochriea* se reconoce un cierto transporte, pero el grado de integridad esquelética (representación de todos los elementos de sus aparatos), la presencia de los distintos estadios ontogenéticos, la presencia de formas tanto sinestrales como dextrales, indicarían que estos taxones son autóctonos en sentido

tafonómico (FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1990, 1997, 2000). Por autoctonía tafonómica se entiende que las entidades conservadas se encuentran en el lugar o región donde fueron producidas y que, por lo tanto no han sufrido transporte lateral, porque en el caso contrario presentarían aloctonía tafonómica, como definió FERNÁNDEZ-LÓPEZ (1990, 1997, 2000). Como señala FERNÁNDEZ-LÓPEZ (1990), en este caso la autoctonía tafonomica se diferencia de la autoctonía paleoecológica o paleobiogeográfica o de la autoctonía evolutiva. Estos taxones, además se consideran entidades démicas, es decir, que las entidades paleobiológicas de las que derivan vivieron en el lugar o región donde se han hallado sus fósiles (FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1990, 2000). Asimismo, siguiendo este concepto, podrían considerarse como taxones eudémicos de la asociación registrada, ya que se encontrarían, con toda probabilidad, dentro del área o región donde se reprodujeron, debido a la presencia tanto de formas juveniles como adultas y los estadios intermedios.

Dentro de estas asociaciones también destaca la presencia de *Kladognathus*, cuyos elementos son bastante comunes aunque están mucho menos representados que los de *Idioprioniodus*, *Gnathodus* y *Lochriea*. A este hecho contribuye que sus elementos P_1 y P_2 son de tipo ramiforme y bastante delicados y no robustos como los de *Idioprioniodus* o pectiniformes como los de *Gnathodus* y *Lochriea*. Este hecho indica que puedan ser más fácilmente puestos en suspensión y fragmentados (BROADHEAD *et al.*, 1990; MCGOFF, 1991). Aún así, se registran casi todos los elementos de su aparato y tanto formas juveniles como adultas. Probablemente, como se menciona en el capítulo de Paleocología, su baja representatividad se deba más a aspectos paleocológicos, aunque los efectos del transporte sean evidentes. Los elementos de *Kladognathus* posiblemente sean autóctonos en sentido tafonómico, y *Kladognathus* sea un taxón démico, aunque es complicado discernir que sea eudémico o miódémico (si la entidad paleobiológica podría haber habitado donde se encuentran sus fósiles pero no se corresponde con su sitio de reproducción) (FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1990, 2000).

Estas asociaciones están constituidas además por otros componentes minoritarios, representados por escasos ejemplares como son *Hindeodus*, *Vogelgnathus* y *Cavusgnathus*. Con toda probabilidad estos taxones son alóctonos en sentido tafonómico, implicando su transporte desde otras áreas por su escasa representación. *Mestognathus* también es un componente minoritario, aunque su presencia es persistente en estas muestras, con valores similares entre ellas, aunque con valores bajos en éstas. Además se encuentra representado fundamentalmente por elementos pectiniformes y en menor número por elementos ramiformes. Los elementos pectiniformes de *Mestognathus* son muy robustos, mucho más que los de *Gnathodus* y *Lochriea* y por lo tanto, son más difíciles de ser transportados (BROADHEAD *et al.*, 1990; MCGOFF, 1991). En este caso es probable que sea un taxón autóctono y que los elementos presentes sean

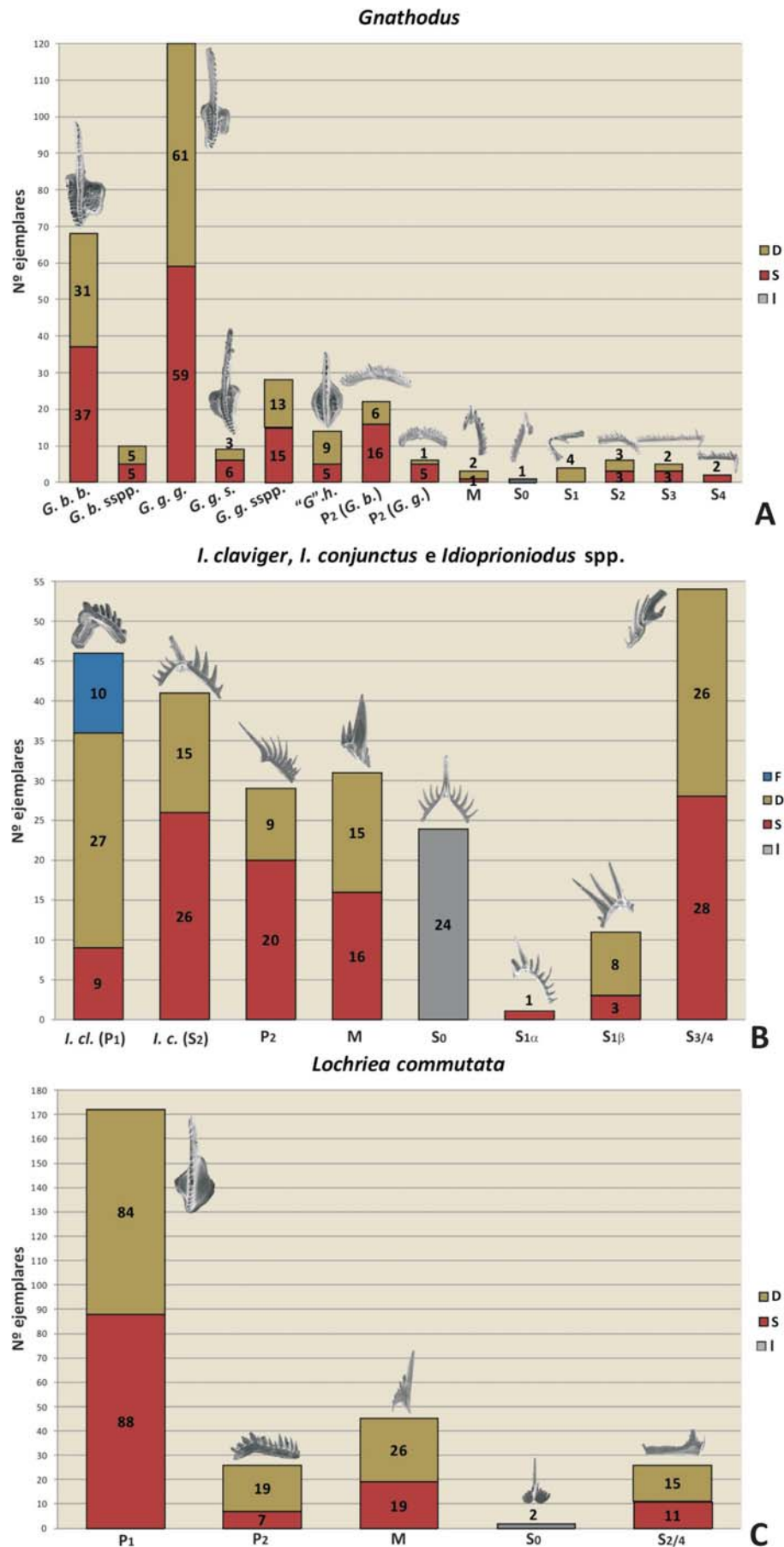


Figura 7.6.- Representación de los distintos tipos de elementos que conforman los aparatos conodontales de los taxones más abundantes en la muestra TZ2/4-1. A) *Gnathodus*. B) *Idioprioniodus*. C) *Lochriea commutata*. Para cada elemento se indican el número de formas sinestrales (rojo), dextrales (verdes) y fragmentos (azul), en caso de identificarse, excepto para los elementos S_0 (gris) que son simétricos en sí mismos y no tiene pareja opuesta.

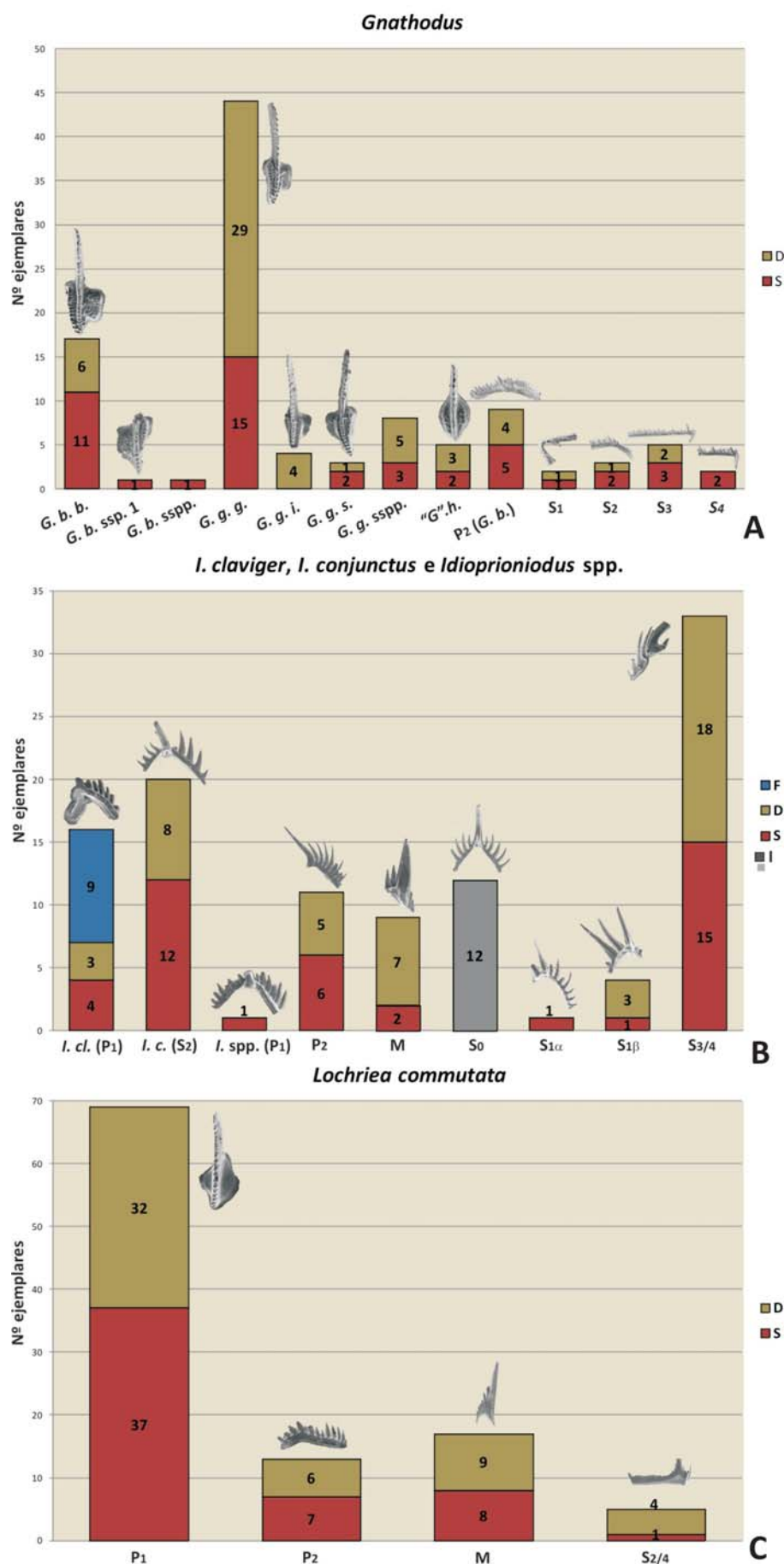


Figura 7.7.- Representación de los distintos tipos de elementos, que conforman los aparatos conodontales de los taxones más abundantes en la muestra Pc2402. A) *Gnathodus*. B) *Idioprioniodus*. C) *Lochriea commutata*. Para cada elemento se indican el número de formas sinestrales (rojo), dextrales (verdes) y fragmentos (azul), en caso de identificarse, excepto para los elementos S_0 (gris) que son simétricos en sí mismos y no tiene pareja opuesta.

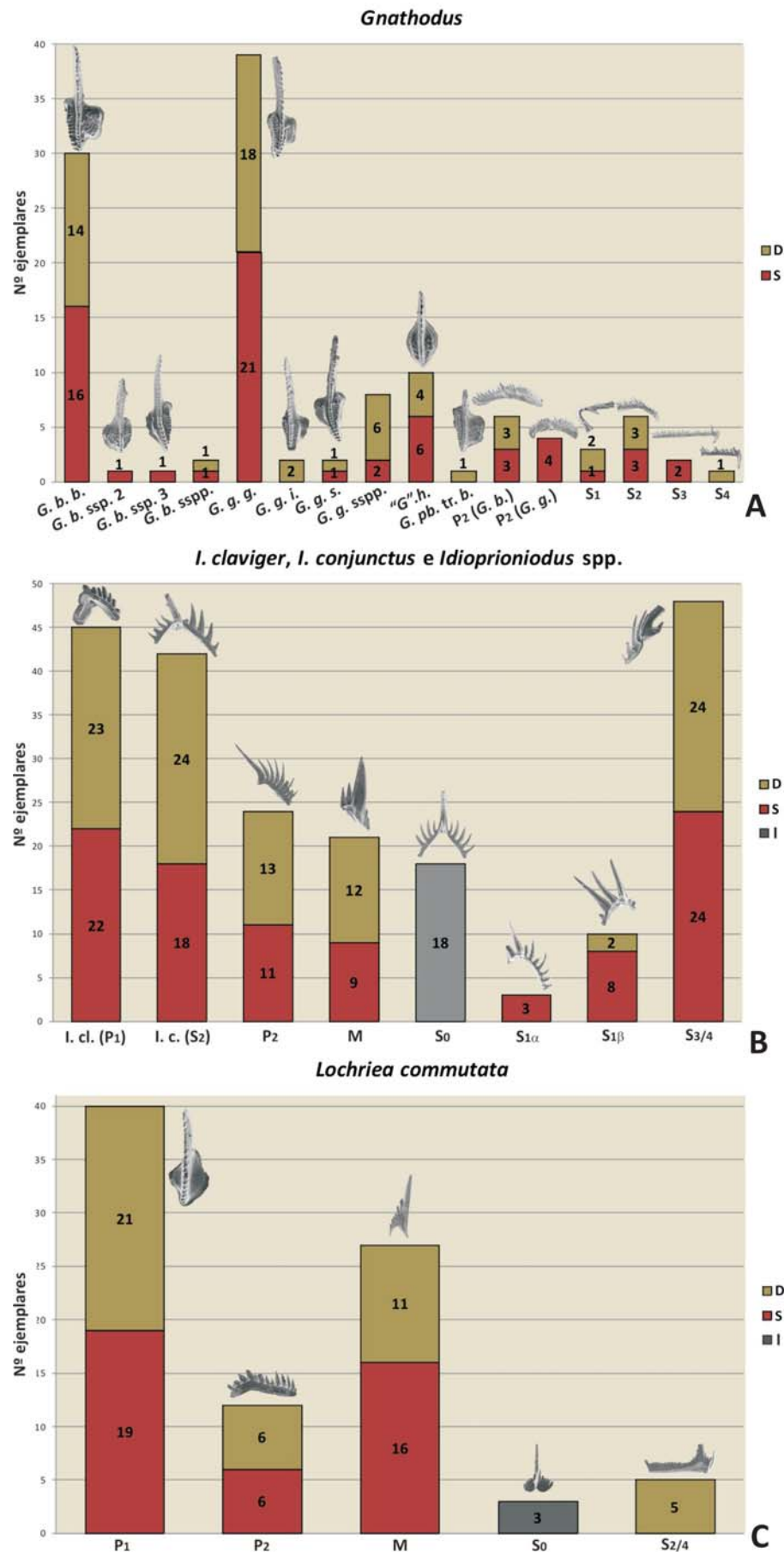


Figura 7.8.- Representación de los distintos tipos de elementos que conforman los aparatos conodontales de los taxones más abundantes en la muestra TZ2/4-2. A) *Gnathodus*. B) *Idioprioniodus*. C) *Lochriea commutata*. Para cada elemento se indican el número de formas sinestrales (rojo), dextrales (verdes) y fragmentos (azul), en caso de identificarse, excepto para los elementos S₀ (gris) que son simétricos en sí mismos y no tiene pareja opuesta.

los originales de la asociación y no se hayan sumado a ésta por transporte desde otras áreas, aunque el caso contrario también podría suceder. A la hora de discernir si los taxones son démicos o adémicos, debido a la escasa representatividad de todos estos taxones en la asociación, es conveniente analizar la compatibilidad ecológica entre los taxones así como la paleoambiental respecto de la litofacies representada por las rocas de este nivel (FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 2000). Este estudio paleocológico se realiza en el capítulo correspondiente.

Otras asociaciones de conodontos que presentan una cierta diversidad y abundancia son las registradas en las distintas muestras del nivel ID2/8, en la parte superior de la sección de Idmarrach 2. Lamentablemente, no sólo se puede contar con los datos cuantitativos de los taxones que la componen porque su representatividad es mucho menor que la de las asociaciones del nivel TZ2/4 de la sección de Tizra 2, por lo que es necesario realizar un análisis paleocológico de estas asociaciones para poder determinar en algunos casos si las entidades paleobiológicas productoras de los restos vivían en el medio representado por el nivel ID2/8. Dentro de las asociaciones de las muestras de ID2/8, los taxones mejor representados, con una cierta integridad esquelética y tanto con formas juveniles como adultas, son *Lochriea*, *Gnathodus*, *Hindeodus*, *Declinognathodus*, *Kladognathus* y *Syncladognathus*. Dentro de estos taxones sus elementos P_1 (pectiniformes) son los más abundantes, excepto en el caso de *Kladognathus*, ya que como se ha mencionado anteriormente, hasta sus elementos P son de tipo ramiforme. Aún así, los elementos P de *Kladognathus* también se encuentran bien representados. Los elementos de todos estos taxones probablemente sean autóctonos y démicos. *Vogelgnathus* se encuentra representado fundamentalmente por sus elementos P_1 , que son de tipo pectiniforme pero mucho más pequeños que los de *Gnathodus* o *Lochriea*. Su presencia en estas muestras es constante y mayor que en la sección de Tizra 2, única otra sección donde se registra. Posiblemente sea autóctono, pero no puede determinarse de forma concluyente. De *Cavusgnathus* y *Mestognathus* se registran muy pocos elementos, mientras que *Idiopriodontus* se encuentra representado por un único elemento. Con toda probabilidad estos elementos son alóctonos.

En la mayoría de las muestras (niveles), de las secciones de Tizra, Akerchi, Idmarrach y Tihrela de la región de Adarouch, como de la sección de Tinguiz Remz en la Cuenca de Tindouf, el escaso número de ejemplares indicaría que gran parte de las asociaciones de conodontos de las distintas secciones se encuentran representadas por elementos conservados en los que se evidencia transporte lateral (por los procesos de fracturación, abrasión, desarticulación, dispersión y reagrupamiento observados en nuestros ejemplares) al registrarse uno o escasos ejemplares de los diversos taxones o con una representatividad baja (i.e. secciones de Akerchi 1 y Akerchi 2). Cabe señalar que este transporte es dentro de la cuenca y no implica distancias considerables ya

que (i) el modo de vida de los taxones identificados en las colecciones es compatible con el de las facies interpretadas de las rocas en las que se encuentran representados, (ii) al ser elementos microscópicos pueden ser puestos en suspensión muy fácilmente y dispersados, sin tener ello que implicar necesariamente que se hayan trasladado desde puntos muy alejados de su área de vida y reproducción respecto al punto donde se depositaron nuevamente y a que, (iii) en muchas muestras, varios de los taxones identificados se encuentran representados por sus diferentes estadios ontogenéticos, y se han recuperado diversas morfologías y tamaños, no implicando una gran selección de los elementos. Debido a la evidencia de transporte en estos niveles no puede determinarse con precisión la autoctonia o aloctonia tafonómica de los elementos que componen las diferentes asociaciones, así como si son démicos o adémicos, si no se analizan también aspectos paleoecológicos. Aún así, de muchos niveles donde la diversidad de taxones es muy baja (uno o pocos taxones) y se encuentran escasamente representados, no se puede obtener ninguna información de este tipo.

Carbonificación

Es el enriquecimiento en carbono de las estructuras moleculares de los restos organógenos, que tiene lugar a partir de los componentes orgánicos inicialmente producidos y de las nuevas sustancias orgánicas sintetizadas durante la biodegradación-descomposición. Este enriquecimiento se origina con el aumento de temperatura durante la fosildiagénesis. Debido a esto, se producen variaciones en color, transparencia y reflectancia de los microfósiles que son utilizadas como indicadores de paleotemperaturas.

En el caso de los elementos conodontales, a lo largo de la historia de los trabajos realizados sobre este grupo diversos investigadores observaron que en materiales de distintas edades y litologías los elementos conodontales presentaban distintos colores. Los primeros experimentos en laboratorio induciendo la alteración del color en los elementos conodontales fueron llevados a cabo por ELLISON (1944), quien observó que al ser calentados en un tubo cerrado, perdían el agua contenida y se volvían de color gris oscuro. LINDSTRÖM (1964) atribuyó estos cambios de color a un proceso de fijación del carbono, pero no fue hasta finales de los 60, que PIETZNER *et al.* (1968) demostraron que los elementos conodontales contenían materia orgánica.

Como se ha expuesto en el capítulo introductorio al estudio de los conodontos, los elementos conodontales están formados por láminas de apatito acrecionadas concéntrica y centrífugamente, y separadas entre sí por láminas más delgadas de materia orgánica. EPSTEIN *et al.* (1977) interpretaron que las variaciones en el color de los elementos conodontales estaban vinculadas con el grado de maduración de la materia orgánica que contenían y que, a su vez, el color estaba estrechamente rela-

cionado con la intensidad y duración de la temperatura a la que habían estado sometidos. Mediante experimentos en laboratorio (pirólisis), establecieron que esta alteración del color, debida al proceso de carbonificación, era progresiva, acumulativa e irreversible, por lo que podía actuar como un índice semicuantitativo que permitiese la determinación de la máxima temperatura a la que había estado expuesta la roca en la que estaban incluidos. A este nuevo índice, EPSTEIN *et al.* (1977) lo denominaron Índice de Alteración del Color de los conodontos (CAI, *Conodont Color Alteration Index*) y establecieron seis valores: 1; 1,5; 2; 3; 4 y 5, en los que los elementos conodontales presentan un rango de color que varía desde el amarillo claro o ámbar si no están térmicamente alterados, a marrón y negro, si la alteración térmica es importante (Fig. 7.9).

Posteriormente, REJEBIAN *et al.* (1987) incorporaron a este índice tres nuevos valores (6, 7 y 8) referidos a los colores gris, blanco opaco y translúcido. Estos valores indicaban que si la temperatura continuaba aumentando, los elementos negros se volvían grises, a continuación blancos opacos, posiblemente por la pérdida del carbono fijo, y por último translúcidos, probablemente por pérdida del agua de cristalización así como por recristalización (Fig. 7.9).

Como mencionan SARMIENTO & GARCÍA-LÓPEZ (1996) el Índice de Alteración del Color de los conodontos fue correlacionado con otros índices orgánicos y minerales del metamorfismo (como por ejemplo, en el trabajo de EPSTEIN *et al.*, 1977), como el índice de transparencia de palinomorfs, y de reflectividad de la vitrinita entre otros, en muestras en que coexistieron estos indicadores. SARMIENTO & GARCÍA-LÓPEZ (1996) resumieron estas correlaciones en la Figura 7.10.

Para la evaluación del CAI se necesita únicamente un conjunto estándar de elementos conodontales de distintas morfologías que sea representativo de cada valor CAI, para comparar con los elementos recuperados de la muestra evaluada y una lupa binocular que disponga de una buena iluminación. Aún así, se necesitaría un estudio previo de la muestra para identificar la posible existencia de otros procesos que hayan podido enmascarar el color y textura originales, pero que no implican necesariamente un aumento de la temperatura. Estos factores, según SARMIENTO & GARCÍA-LÓPEZ (1996) son:

- cada tipo de roca presenta un coeficiente de conductividad térmica que le es propio, por lo que para minimizar la influencia de la litología, es conveniente realizar el muestreo de elementos conodontales en calizas, material empleado por EPSTEIN *et al.* (1977) en sus estudios. Según MAYR *et al.* (1978), los elementos conodontales provenientes de pizarras negras pueden presentar valores CAI de hasta una unidad más que los provenientes de calizas.
- el ataque químico de las rocas hay que realizarlo con concentraciones bajas de ácidos para no modi-

- ficar la textura original y dañarlos lo menos posible.
- los elementos conodontales extraídos de dolomías pueden tener valores de CAI indicativos de temperaturas elevadas, ya que la removilización del apatito durante la dolomitización de los carbonatos produce en éstos colores relacionados con la alteración diagenética y no con el metamorfismo orgánico (MARCH-BENLOCH & SANTISTEBAN, 1993). Estos elementos conodontales suelen presentar una textura sacaroidea o de aspecto grumoso, resultado del crecimiento de cristales epigenéticos y pseudomorfs aunque estas alteraciones sólo afectan a las capas más superficiales de los elementos.
- la hematitización genera una pátina superficial o los tiñe internamente por infiltración de fluidos a través de los espacios interlaminares o las microfisuras dando un color rosáceo o rojizo a los elementos conodontales.
- la meteorización produce un “blanqueado” superficial o decoloración (LINDSTRÖM, 1964) que suele estar acompañado por una incipiente disolución. SARMIENTO (1993) halló diferencias significativas de color entre elementos conodontales obtenidos de calizas de la misma edad y de áreas próximas, pero encontrándose unas meteorizadas e incluso limonitizadas, mientras que en otras este proceso aún era incipiente.

Como se puede observar, este índice permite emplear los elementos conodontales como geotermómetros de amplio espectro (50°-600°C) y, como indican SARMIENTO & GARCÍA-LÓPEZ (1996), pueden resultar de suma importancia en distintos tipos de estudios como, por ejemplo: para conocer la historia térmica de una cuenca (BURNETT, 1987; METCALFE, 2003; METCALFE & RILEY, 2010), evaluar el potencial de hidrocarburos de un área determinada (EPSTEIN *et al.*, 1977; WARDLAW & HARRIS, 1984; ARMSTRONG *et al.*, 1994; METCALFE, 2003), en estudios estratigráficos y tectónicos (NOWLAN & BARNES, 1987b; BELKA, 1990b; METCALFE, 2003), detectar la influencia de actividad hidrotermal, el efecto de las soluciones mineralizantes que producen depósitos de tipo “Mississippi Valley” (MVTD) (NOWLAN & BARNES, 1987a, b; REJEBIAN *et al.*, 1987; HARRIS *et al.*, 1990) e incluso para detectar el metamorfismo de contacto o regional (NICOLL, 1981; BURNETT, 1988; SARMIENTO & GARCÍA-LÓPEZ, 1996; METCALFE, 2003).

En el análisis de CAI de la presente Tesis Doctoral, se empleó la colección estándar de elementos conodontales de la Dra. Graciela Sarmiento. Como indican SARMIENTO & GARCÍA-LÓPEZ (1996), es conveniente comparar los elementos conodontales con los que presenten características morfológicas similares a los del conjunto estándar. Una de las razones principales radica en que los elementos conodontales robustos, de paredes gruesas o adultos presentan un color más oscuro que aquellos delicados, de paredes finas o juveniles, ya que, según EPSTEIN *et al.* (1977), los primeros tienen un mayor número de lamelas y, por lo tanto, de espacios interlamelares que contengan materia orgánica.

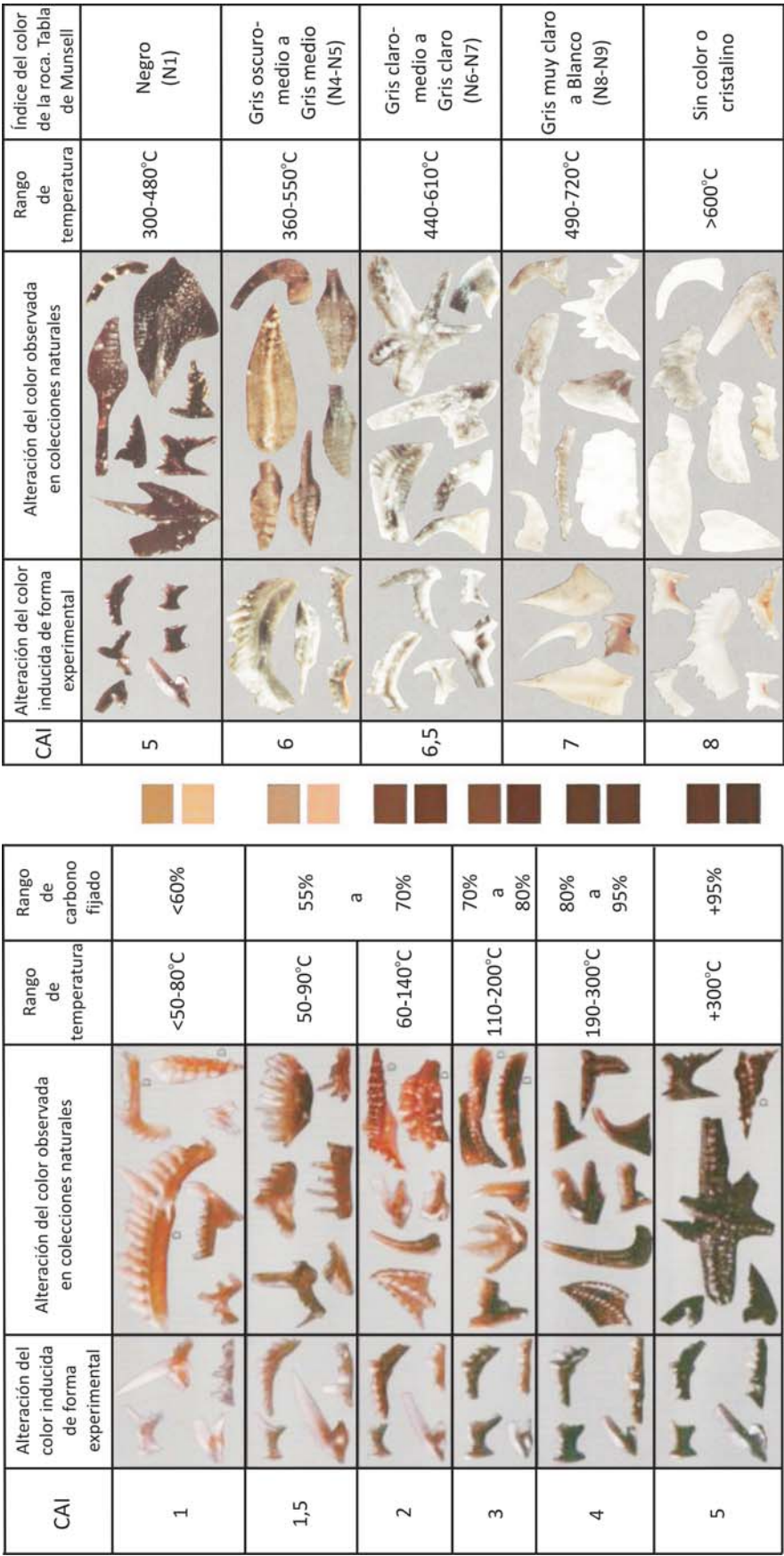


Figura 7.9.- A) Tabla del Índice de Alteración de los Conodontos (CAI) según EPSTEIN *et al.* (1977). Valores 1 a 5. B) Tabla del Índice de Alteración de los Conodontos (CAI), valores 5 a 8. Según REJEBIAN *et al.* (1987).

Color c/ Índice de color de la tabla de Munsell	CAI	Intervalo térmico °C	Profundidad enterramiento m (Appalaches)	AAI	Palinomorfos		Vitrinita		Otras observaciones en Conodontos (textura)	Tipo de C (ASTM)	Hidrocarburos asociados	Facies del Metam. orgánico Madurez térmica MO	Cristalinidad de la Illita I C (Δ ° 2 θ)	Mesozona
(1)	(1)	(1)	(1,2)	(3)	TAI AMOCO	Peso % C en kerógenos	Reflectancia %Rm equiv. de la lit	C fijo	(5)	(6)	(7)	(7)	(8)	(9)
amarillo claro (25Y 7/4 a 8/4)	1	<50-80°C	<1220	1	1-5	<82	<0,8	60%	transparentes, materia blanca visible, lisos	gas húmedo y aceite			inmadura/submad.	>0,42
marrón muy claro (10YR 7/3 a 8/4)	1.5	50-90°C	1220-2440	2-3	5, +5	81-84	0,70-0,85	60-65%		incipiente maduración				
marrón a marrón oscuro (10YR 4/2 a 7.5YR 3/3)	2	60-140°C	2440-3660	4-5	5-6	81-87	0,85-1,3	65-73%	menos transp., mat. blanca visible, apariencia lechosa, lisos	aceite pesado a liviano y gas húmedo			madura ventana	
marrón oscuro grisáceo (10YR 4/2 a marrón oscuro rojizo 5YR 2.5/2)	3	110-200°C	3660-5490	negro-desintegrada indet. taxonómicamente	+5-6	83-89	1,40-1,95	74-84%	solo los ápices de los denticulos transp. Mat. blanca oscurecida a marrón cremosos, lisos	Semi antracita	gas húmedo/ condensado	madura líquida ventana líquida		
marrón oscuro-negro claro (5YR 2.5/1 a negro 10YR 2.5/1)	4	190-300°C	5490-7930		6	84-90	1,95-3,6	84-95%	opacos, materia blanca marrón a grisácea, lisos	Antracita	gas seco			sobremadura
negro (7.5YR 2.5/0) a (2.5YR 2.5/0)	5	300-480°C	7930-9150		>6-7	+90	+3,6	+95%	opacos, materia blanca gris a negra si es visible	estéril				<0,25
gris oscuro a gris mediano (N4-N5)	6	360-550°C							pocos ejemplares, con superficie rugosa					Epizona
gris muy claro a blanco opaco (N8-N9)	7	480-610°C							opacos, superficie sacaróidea					
cristalinos, vitreos	8	>600°C							superficie muy irregular, estructuras delicadas perdidas, a menudo deformadas					
														Anquizona
														Diagénesis
														Zonas Metamórficas

Figura 7.10.- Tabla de SARMIENTO & GARCÍA-LÓPEZ (1996) en la que correlacionan el Índice de Alteración del Color de los conodontos (CAI) con otros índices del metamorfismo orgánico y mineral, basándose en los trabajos de 1.- EPSTEIN *et al.* (1977) y REJEBIAN *et al.* (1987); 2.- HARRIS (1979); LEGALL *et al.* (1982); 4.- STACH *et al.* (1982); 5.- BURNETT (1988) y BURNETT *et al.* (1994); 6.- HÉROUX *et al.* (1979); 7.-NOWLAN & BARNES (1987a); 8.- KÜBLER (1984) y KISCH (1991); 9.- BUSTIN *et al.* (1990), REJEBIAN (1984) y GARCÍA-LÓPEZ *et al.* (1995). Según las autoras, los índices de color corresponden a la Tabla de color de MUNSELL (1971). AAI= índice de color de acritarcos, TAI= índice de transparencia empleado por la Compañía de Producción Amoco, ASTM= técnicas de preparación y pulido según la “American Society for Testing and Materials”.

nica. Por esta razón, estos autores determinaron el valor CAI de los elementos conodontales de sus estudios en aquellos elementos más claros o en la parte más clara de éstos, indicando que si sólo se poseen formas robustas, el color debería analizarse en los márgenes o en las partes más finas de estos ejemplares. Un ejemplo muy claro de estas variaciones de color puede observarse en las asociaciones de conodontos presentes en el nivel TZ2/4 de la Formación Tizra. En la Lámina 16, se representan varios estadios ontogenéticos de diferentes taxones con distintas morfologías, obtenidos todos de la misma muestra, TZ2/4-1. De esta forma: los ejemplares de las Figuras 1 a 5, se corresponden con elementos P₁ de tipo ramiforme digirado de *Idioproniodus claviger*, las Figuras 6 a 9, con elementos P₁ de tipo pectiniforme carminiescafo o de plataforma y sin ornamentación de *Lochriea commutata*, las Figuras 10 a 14, con elementos P₁ de tipo pectiniforme carminiescafo con ornamentación de *Gnathodus bilineatus bilineatus* y las Figuras 16 a 18, con elementos S₃ de tipo ramiforme bipennado de *Gnathodus* spp.. Puede observarse que las formas gerontes o adultas (Lám. 16; Figs. 1, 2, 6, 10, 16) que son más robustas debido a un mayor número de láminas de apatito y, por consiguiente, con un mayor contenido en materia orgánica, presentan un color mucho más oscuro, de un valor CAI en torno a 4-4,5, que las formas más juveniles (Lám. 16, Figs. 5, 9, 13, 14, 18), cuyo valor CAI puede ser de 1 a 1,5. Además, la Figura 15 (Lám. 16) representa un ejemplar adulto a geronte de un elemento P₁ de tipo pectiniforme carminiplanado o de plataforma correspondiente a *Mestognathus bipluti*. Este taxón se encuentra representado en las colecciones de la Meseta Central por formas adultas y, de todos los elementos conodontales obtenidos, es junto con los elementos P₁ de *Idioproniodus claviger*, los que mayor tamaño poseen, pudiendo ser de hasta más de 2 mm. Estos especímenes son muy robustos y su color en ocasiones es marrón oscuro casi negro. Otro hecho a destacar es la variación de color si se comparan los distintos estadios ontogenéticos de elementos pectiniformes o de plataforma (Lám. 16, Figs. 10-14) y elementos ramiformes (Lám. 16, Figs. 16-18) y en el caso de elementos pectiniformes con plataformas ornamentadas (Lám. 16, Figs. 10-14) respecto de otros elementos pectiniformes con plataforma sin ornamentación (Lám. 16, Figs. 6-9). En ambas situaciones, los elementos más robustos, los pectiniformes o los pectiniformes con plataforma ornamentada, presentan unos tonos más oscuros que los elementos ramiformes o los de plataforma sin ornamentación. Además, en los elementos de plataforma ornamentados, como los de *Gn. b. bilineatus* (Lám. 16, Figs. 10-14), se evidencia el hecho que las partes más robustas del elemento, tanto el parapeto “interno” como la parte ornamentada de la plataforma “externa”, presentan un color mucho más oscuro que las partes más finas de estos elementos, como son el margen “externo” de la plataforma “externa” y la expansión de la cavidad basal en el margen “basal” del parapeto “interno”.

En función de lo expuesto, el color de los elementos conodontales de las colecciones de la Meseta Central y de la Cuenca de Tindouf no se evaluó en formas adultas o gerontes ya que poseen un mayor número de láminas de apatito y de materia orgánica, por lo que el valor CAI, podría quedar enmascarado. Para poder determinar el CAI de los elementos conodontales se siguieron las recomendaciones de EPSTEIN *et al.* (1977), observando y comparando el color de las partes más finas de elementos ramiformes (p. ej., elementos ramiformes de *I. claviger*, *Idioproniodus* spp., *Gnathodus* spp. y *L. commutata*) o de elementos pectiniformes, en el caso que estos últimos tuviesen ornamentación (p. ej., *Gn. b. bilineatus*, *Gn. g. girtyi* y *Gn. homopunctatus*), o directamente en elementos de plataforma que no presentasen ornamentación (i.e. *L. commutata*, *Hindeodus cristula*), con el conjunto estándar. Cuando se ha podido disponer de una buena representación de la serie ontogenética de un taxón, no se ha evaluado el valor CAI ni en los gerontes o adultos más desarrollados, ni en las formas más juveniles, en las que el color es casi transparente. Se han empleado formas juveniles a adultas poco desarrolladas comparándose su color, a su vez, con el presente en las partes finas de elementos ramiformes.

Región de Adarouch

Las asociaciones de conodontos de la Meseta Central presentan un CAI que varía de unas formaciones a otras. Los elementos obtenidos de la Formación Tizra tienen colores marrones claros correspondientes a unos valores de CAI de 2,5-3 (Fig. 7.9; Lám. 16, Figs. 3-5, 7-9, 11-12, 17). NEQQAZI *et al.* (2014) obtuvieron unos valores de CAI de 2,5-3 para la parte noroccidental de la región de Adarouch. Un valor CAI de 2 se corresponde con un intervalo térmico de 60°-140°C, y un valor de CAI 3 con un intervalo térmico de 110°-200°C (Figs. 7.9, 7.10), por lo que según estos autores, un valor de CAI 2,5, indicaría un intervalo térmico de 90°-110°C. Se estima que el levantamiento completo y erosión de la Cuenca de Azrou-Khenifra por la Orogenia Varisca y, por lo tanto, de la región de Adarouch, se habría producido en el Westfaliense superior, durante el evento del Carbonífero superior, considerado como la fase más importante de la Orogenia Varisca en la región (MICHARD, 1976; HOEPFFNER *et al.*, 2005; MICHARD *et al.*, 2008). La datación mediante K/Ar de unas micas neoformadas desarrolladas durante este evento por HUON *et al.* (1987) dan unas edades isotópicas de 300 y 290 Ma, por lo que este fase de la Orogenia Varisca por lo general se data como post-Westfaliense y pre-Estefaniense (HOEPFFNER *et al.*, 2005; MICHARD *et al.*, 2008). NEQQAZI *et al.* (2014) datan las muestras de la Cuenca de Azrou-Khenifra como Viseense medio-superior, de forma que consideran que el tiempo máximo de enterramiento de los materiales de la parte occidental de esta cuenca es de 35 Ma. Representando los valores de CAI y del máximo tiempo de enterramiento en un diagrama de Arrhenius, como el empleado por EPSTEIN *et al.* (1977) y REJEBIAN *et al.* (1987) para la evaluación del rango mínimo de pa-

leotemperaturas alcanzadas durante el enterramiento a las que fueron expuestos los materiales de la Cordillera de los Apalaches, que fue su área de estudio. NEQQAZI *et al.* (2014), señalan que la paleotemperatura alcanzada durante el enterramiento de los materiales de la parte noroccidental de la Cuenca de Azrou-Khenifra es de 90°-125°C. A su vez, esta paleotemperatura es compatible, según NEQQAZI *et al.* (2014) con una carga sedimentaria de 2300 m y un gradiente geotérmico de 40°C registrado en la zona por BOUABDELLI (1989).

Si se tiene en cuenta la escala geocronológica propuesta recientemente por DAVYDOV *et al.*, (2010), una edad de 300-290 Ma ya se correspondería con el Estefaniense superior-Autuniense, mientras que el Viseense medio-superior, si por ejemplo se tiene en cuenta su límite y se toma la base del Subpiso Asbiense como referencia, comenzaría aproximadamente en los 335,7 Ma. Siguiendo la escala de DAVYDOV *et al.* (2010) y considerando que la Fm Tizra es de edad Viseense superior según el Esquema de Europa Occidental empleado para datar esta formación por CÓZAR *et al.* (2008a), el tiempo máximo que los materiales de esta formación pudieron estar enterrados es de 35,7 Ma. En este caso, este dato coincide con el proporcionado por NEQQAZI *et al.* (2014) y, por lo tanto, la paleotemperatura máxima alcanzada por los materiales de la Fm Tizra durante su enterramiento y con los valores máximos de carga sedimentaria, sería aproximadamente la misma que la obtenida por estos últimos autores, de 90°-125°C (Fig. 7.11). En cambio, si se considera que parte de los materiales de la Fm Tizra son de edad Tarusiense, es decir, Serpujoviense (330 Ma según DAVYDOV *et al.*, 2010), entonces el tiempo máximo que duró el enterramiento de estos materiales es de 30 Ma. Su representación en el diagrama de Arrhenius (Fig. 7.11), apenas supondría una variación en el rango de paleotemperaturas que habrían alcanzado estos materiales durante el período de máxima profundidad de enterramiento. En función de lo anterior, se coincide con NEQQAZI *et al.* (2014) en que los materiales carboníferos en la parte noroccidental de la Cuenca de Azrou-Khenifra, en lo que ellos denominan Dominio Central, habrían alcanzado unas paleotemperaturas de 90°-125°C antes del levantamiento y erosión de la cuenca.

Los elementos conodontales de las formaciones Akerchi, Idmarrach y Tirlhela, presentan unos colores más variados, por lo general más oscuros que los de la Fm Tizra y en muchos casos, muy probablemente anómalos. En la Formación Akerchi, los elementos conodontales son escasos, debido fundamentalmente a que representa medios muy someros dentro de la plataforma. En esta formación los conodontos se encuentran fragmentados y varios ejemplares muestran evidencias de disolución y abrasión. A diferencia de la Fm Tizra, la escasez de elementos no permite la reconstrucción de series ontogenéticas para los distintos taxones, lo que no favorece la evaluación del CAI, por no poder observar la evolución en la intensidad del color de formas juveniles a gerontes. De todas formas, se han recuperado

ejemplares juveniles y adultos de varios taxones pero en distintas muestras. Muchos de los ejemplares tienen un tono grisáceo a blanquecino (Lám. 17, Figs. 2, 3) y la mayoría presentan zonas con diferentes colores. Este es el caso de los ejemplares adultos de *Gnathodus bilineatus bilineatus* de la Lámina 17 (Figs. 4 y 5) cuyos parapetos “internos” presentan tonos grisáceos mientras que las plataformas “externas” tienen un color marrón a marrón claro lechoso, especialmente en las zonas que no tienen nódulos o en los márgenes más “externos”, correspondientes con sus zonas más finas. Un caso similar es el del ejemplar de *Mestognathus* spp. de la Lámina 17 (Fig. 1), en el que la parte distal de la plataforma es de color grisáceo, mientras que la zona de la lámina “anterior” es de color marrón oscuro (debido a su tamaño y a un mayor número de láminas de apatito y de espacios interlamelares con materia orgánica), aunque la parte “anterior” de esta lámina como la parte “anterior” y “basal” del parapeto “interno” es de un tono de marrón más claro que el resto de la lámina fija. En las diferentes muestras y en una misma muestra, se observan elementos conodontales con texturas lisas a sacaroideas y con disolución incipiente. Estos cambios incluso pueden reconocerse en un mismo ejemplar. Los pocos especímenes, o sus partes más finas o menos alteradas, que han podido emplearse para poder determinar el CAI, dan como resultado valores de 3-3,5 (Fig. 7.9) para la Fm Akerchi (p. ej., los ejemplares de las Figuras 4-7 de la Lámina 17), pero se estima que estos valores deben considerarse, en un principio, como aproximados debido a: (i) el escaso número de conodontos obtenidos en las muestras de la Fm Akerchi, (ii) la falta de una buena representación de series ontogenéticas de diferentes taxones para observar la evolución del color de formas juveniles a adultas y, (iii) los colores anómalos observados en varios ejemplares. La presencia de estas coloraciones grisáceas a blanquecinas, el grado incipiente de disolución, así como las diferentes texturas observadas podrían ser indicativos de meteorización o de soluciones salinas de baja temperatura, como indican SARMIENTO & GARCÍA-LÓPEZ (1996). Los elementos conodontales de esta formación provienen de calizas arenosas oolíticas o calizas arenosas, correspondientes a barras en la parte basal de la formación, y de carbonatos que alternan con facies siliciclásticas en medios deltáicos en la parte superior de la formación. De hecho, es común en el residuo insoluble de las muestras de conodontos encontrar limonita y pirita, así como bioclastos o sus moldes limonitizados y piritizados. NEQQAZI *et al.* (2014) dan unos valores de CAI para los elementos conodontales de la Fm Akerchi de 4-4,5, aunque no ilustran ningún ejemplar. Estos autores emplearon elementos de los taxones *L. commutata*, *L. mononodosa*, *Gn. girtyi*, *Gn. bilineatus* y *M. bipluti*. Como se ha señalado, las formas ornamentadas y otras formas como las de *M. bipluti* pueden dar valores muy altos de CAI por tener muchas capas de apatito y, por lo tanto, de materia orgánica interlaminar y, especialmente, si se observa el color en formas adultas. Además, en las colecciones del presente trabajo, se han obtenido nume-

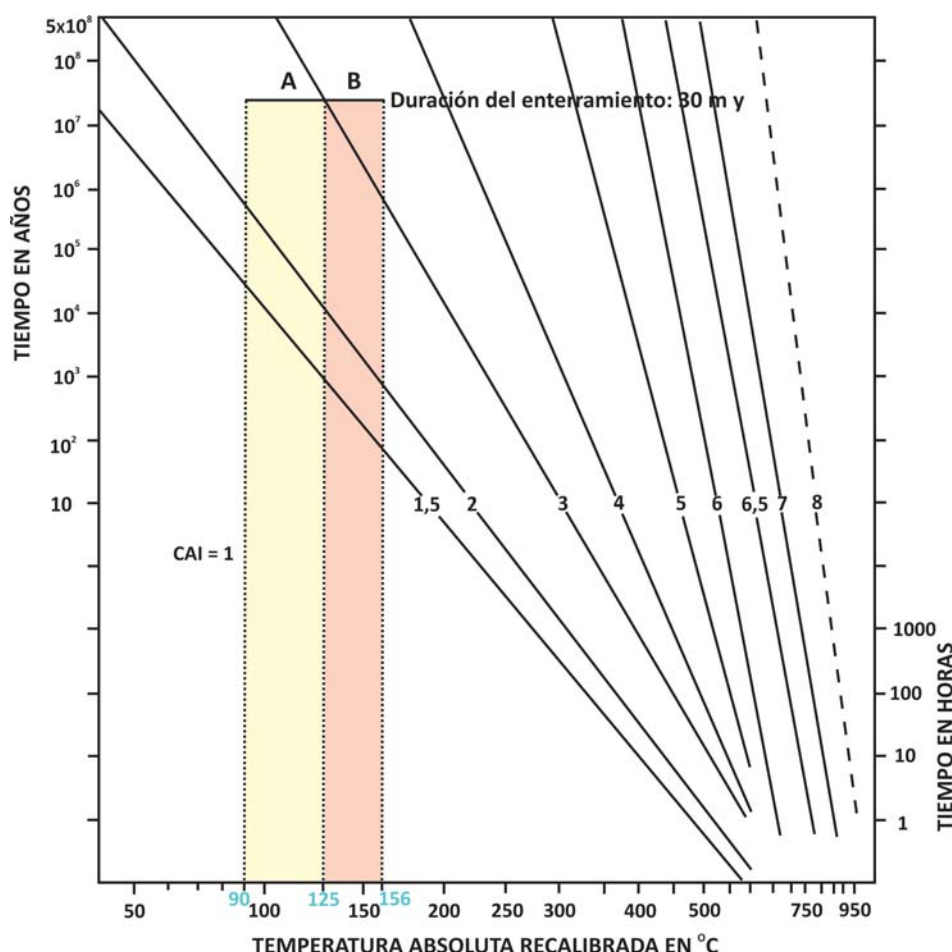


Figura 7.11.- Diagrama de Arrhenius empleado para la determinación de paleotemperaturas a partir del Índice de Alteración de Conodontos en las secciones de la región de Adarouch; modificado de EPSTEIN *et al.* (1977). A) Rango de paleotemperaturas (mínima y máxima) alcanzadas en la Fm Tizra. B) Rango de paleotemperaturas (mínima y máxima) alcanzadas en las formaciones Akerchi, Idmarrach y Tirlhela.

rosos ejemplares con colores marrones grisáceos a grises, mates y de textura granulosa de la misma formación. Debido a estas razones se considera que los valores de CAI de NEQQAZI *et al.* (2014) pueden resultar elevados aunque tampoco se pueden descartar completamente, pero que en todo caso, las pocas formas bien preservadas en estadios intermedios entre muy juveniles y adultos de las muestras de Akerchi del presente estudio, dan valores provisionales o aproximados más bajos, entre 3 y 3,5.

En la Fm Idmarrach (Lám. 17, Figs. 8-16), los elementos conodontales se encuentran mejor preservados. Algunos ejemplares presentan colores anómalos, en tonos grisáceos o marrón grisáceo, pero no en la abundancia observada en la Fm Akerchi. Las formas más adultas tienen un color marrón oscuro a oscuro rojizo en los distintos taxones empleados para evaluar el CAI (Lám. 17, Figs. 10, 12) mientras que los estadios ontogenéticos menos maduros dentro de las formas juveniles (Lám. 17, Figs. 9, 11, 14, 16) presentan un color marrón claro lechoso. En ambos casos son tonos más oscuros que los de la Fm Tizra, especialmente en las formas más juveniles, las cuales en Tizra son de un color marrón claro ambarino. Las formas de estadios ontogenéticos intermedios de la Fm Idmarrach (Lám. 17, Figs. 8, 13)

así como los adultos de *Vogelgnathus campbelli*, que son elementos pectiniformes carminados muy pequeños (Lám. 17, Fig. 15), presentan un CAI de 3-3,5 (Fig. 7.9), en tonos marrones medios rojizos. La Fm Tirlhela, que como se ha mencionado en el capítulo de Estratigrafía, se corresponde con una secuencia sedimentaria similar a la de la Fm Idmarrach, representa el mismo medio de plataforma interna y las mismas condiciones paleoecológicas que esta última formación (como se discute en el capítulo de Paleoecología). Los elementos conodontales en la Fm Tirlhela son más escasos, pero por lo general se encuentran bien preservados. Las formas adultas, tienen un color marrón medio rojizo a oscuro (Lám. 17, Figs. 17, 18), mientras que las partes finas de éstas así como los juveniles e estadios intermedios entre adultos y juveniles, presentan un color marrón claro lechoso a algo transparente (Lám. 17, Fig. 19). Nuevamente son colores como los de Idmarrach, indicando valores de CAI de 3-3,5, siendo la única diferencia que muchos de los elementos provenientes de la parte media y superior de la columna donde aumenta el contenido en siliciclásticos de color rojizo y que se corresponde con las facies regresivas que marcan la base del Bashkiriense, presentan tinciones rojizas en algunas zonas (Lám. 17, Figs. 18, 19) por encontrarse ligeramente he-

matitizados (SARMIENTO & GARCÍA-LÓPEZ, 1996). Además, muchos de los elementos de esta formación presentan una textura sacaroidea.

El valor 3 de CAI indica una paleotemperatura de 110°-200°C según EPSTEIN *et al.* (1977) (Fig. 7.9) y el valor 3,5 aunque no se muestra en esta figura, correspondería a una temperatura de aproximadamente 120°-190°C. Según las dataciones realizadas CÓZAR *et al.* (2008a, 2011), las formaciones Akerchi, Idmarrach y Tirlhela abarcan desde el Viseense terminal (base de la Fm Akerchi) al Bashkiriense en la parte superior de muchas secciones, según el esquema cronoestratigráfico de Europa Occidental, aunque según las dataciones realizadas en este trabajo siguiendo el esquema de la Plataforma Rusa (ver capítulo de Bioestratigrafía), abarcan el Serpujoviense y base del Bashkiriense. Si se opta por considerar nuevamente la base del Serpujoviense, y teniendo en cuenta las edades isotópicas mencionadas anteriormente y dadas por HOUN *et al.* (1987) (300-290 Ma), el tiempo máximo de enterramiento es de 30 Ma. Con esta información, se observa que en el diagrama de Arrhenius (Fig. 7.11) estos datos se traducen en unas paleotemperaturas de 125°-156,5°C. Estos valores indicarían una carga sedimentaria de unos 3.125 m para un gradiente geotérmico registrado de 40°C (BOUABDELLI, 1989).

Estos valores de 3-3,5 de CAI en las formaciones Akerchi, Idmarrach y Tirlhela respecto a los valores de 2,5-3 de la Fm Tizra, y que serían indicativos de una rango mayor de paleotemperaturas (125°-156,5°C), una mayor profundidad de enterramiento y, por lo tanto carga sedimentaria (3.125 m), podrían explicarse, como indica NEQQAZI *et al.* (2014) por la actividad tectónica en la parte oriental de la Cuenca de Azrou-Khenifra. En esta zona, HOEPFFNER *et al.* (2005) señalan que los olistostromos que se encuentran en el margen oriental de la cuenca pueden estar relacionados, según las distintas propuestas en la literatura, con: (i) el emplazamiento gravitacional de mantos, que se deslizaron hacia la cuenca desde el margen oriental que se encontraba levantado (ALLARY *et al.*, 1976; HUVELIN, 1977; JENNY & LE MARREC, 1980; BOUABDELLI, 1989; JENNY *et al.*, 1989), (ii) algunas fallas extensionales (BEAUCHAMP & IZART, 1987; VERSET, 1988; BERKHLI *et al.*, 2000; IZART *et al.*, 2001) o, (iii) con la dislocación de plataformas por la actividad de fallas extensionales en el frente de un complejo de dúplex que se propagaba desde el este hacia el oeste durante el Viseense-Namuriense (BEN ABBOU, 2001a, b; BEN ABBOU *et al.*, 2001). Un aumento de la carga sedimentaria en esta zona, habría implicado un aumento de la paleotemperatura a la que fueron expuestos los elementos conodontales de las formaciones Akerchi, Idmarrach y Tirlhela y, por lo tanto, un mayor valor de CAI. En todo caso, tampoco hay que descartar que el color original de algunos elementos pueda haber variado ligeramente por la influencia de soluciones salinas de baja temperatura, en ocasiones ricas en hierro (SARMIENTO & GARCÍA-LÓPEZ, 1996), como en el caso de la Fm Akerchi.

El valor de CAI de 2-2,5 para la Fm Tizra se encuentra ampliamente documentado en las colecciones de conodontos de esta formación, que son abundantes, diversas y muy completas. Por el contrario, se considera que los valores de CAI de 3-3,5 interpretados para las formaciones Akerchi, Idmarrach y Tirlhela, aunque probables, deben ser tomados con una cierta cautela, por varios aspectos, como son la poca representación, baja diversidad y escasa abundancia de conodontos y de sus distintos estadios ontogenéticos en gran parte de las muestras, y por la presencia de ejemplares con colores anómalos.

Cuenca de Tindouf

Los elementos conodontales obtenidos de la parte superior de la Fm Ouarkiz de la Cuenca de Tindouf, son de color marrón muy claro, amarillento o ambarino y transparentes (Lám. 17, Figs. 20, 21), incluso en elementos P₁ de *Cavusgnathus unicornis* (Lám. 17, Fig. 20) que en estadios ontogenéticos juveniles/adultos suelen ser más robustos que las de otros taxones como *Gnathodus*, *Lochriea* o *Hindeodus*. El valor de CAI observado en los conodontos de la Cuenca de Tindouf es de 1,5 (Fig. 7.9) indicando paleotemperaturas de 50°-90°C. Los últimos materiales marinos depositados en esta cuenca son de edad Krasnopolyaniense (aproximadamente 321,8 Ma) cuando se registra el evento regresivo del Bashkiriense, ya que suprayacentes a ellos se localizan los materiales fluviodeltaicos de la Fm Reouina y la Fm Merkala, con una potencia de aproximadamente 1000 m, indicativos del levantamiento del Anti-Atlas (CAVAROC *et al.*, 1976; FABRE, 2005; MICHARD *et al.*, 2008). Estas últimas formaciones se terminaron de depositar en el Westfaliense-Estefaniense, lo que implicaría que los materiales con los que culmina la sucesión carbonífera en esta cuenca fueron sedimentados hace 300 Ma. Lamentablemente, se desconoce el gradiente geotérmico para esta zona, por lo que no se puede contrastar el valor CAI con la temperatura máxima a la que fue sometida la roca que englobaba los ejemplares.

Remoción

Los elementos conservados pueden encontrarse en tres estados mecánicos de conservación (FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1984b, 1997, 1999, 2000; FERNÁNDEZ-LÓPEZ & GÓMEZ, 1990; FERNÁNDEZ-LÓPEZ *et al.*, 2002).

-acumulación—es el proceso de transferencia de información paleobiológica desde la biosfera a la litosfera. Los elementos se encuentran en su lugar de producción.

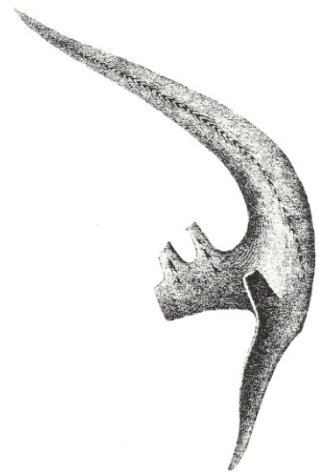
Este estado mecánico de los elementos puede verse alterado por remoción, es decir, por resedimentación o reelaboración.

-resedimentación tafonómica—se produce en la fase bioestratinómica. Es el desplazamiento de los elementos acumulados antes de su enterramiento. Todos los ejemplares en este estudio se encuentran resedimentados al no hallarse los aparatos conodontales completos.

-reelaboración tafonómica—este proceso se produce en la fase fosildiagenética y consiste en el desenterramiento y desplazamiento de elementos conservados, que estaban previamente acumulados, o resedimentados. Dos ejemplares, un elemento P_1 de un palmatolépido devónico (*Palmatolepis* sp.) y otro elemento P_1 , posiblemente de *Polygnathus?* sp., también del Devónico, en las muestras AK1/7-1 (Lám. 15; figs. 11, 12) y Pc2776 (Lám. 15, fig. 13), respectivamente, se encuentran reelaborados. Asimismo, un elemento P_1 de *Gnathodus pseudosemiglaber* también podría estar reelaborado, aunque no se puede asegurar con certeza. Estos especímenes presentan tonos grisáceos, se encuentran fragmentados y en el caso del ejemplar de *Gn. pseudosemiglaber* (ejemplar AK1/4-1, Lám. 6; fig. 1;

Lám. 17, fig. 3), sus márgenes están redondeados, posiblemente debido a abrasión. En todo caso, determinar una reelaboración tafonómica en elementos conodontales es complicado porque en ocasiones los elementos reelaborados presentan las mismas características de textura, color e integridad que los elementos no reelaborados (Dra. G. SARMIENTO, comunicación personal), como es el caso de los ejemplares mencionados respecto al resto de elementos conodontales de la muestra de la Fm Akerchi. Una posible forma de reconocer ejemplares reelaborados es si se corresponden con taxones con una edad significativamente diferente a la de los taxones que integran la asociación estudiada y a la de otros grupos fósiles presentes en los materiales estudiados.

8.- BIOESTRATIGRAFÍA



Prioniodus tulensis PANDER (1856,
p. 30, Tab. 2A, fig. 19)

8. BIOESTRATIGRAFÍA

Una de las principales aplicaciones de los conodontos es bioestratigráfica ya que presentan una serie de características que les permite actuar como buenos fósiles guías (SWEET, 1988). En concreto, hay que destacar que, (i) es un grupo fósil bastante común y, bastante abundante en el medio marino desde finales del Cámbrico hasta su extinción en el Triásico terminal, en el caso de los euconodontos; (ii) su composición mineralógica, apatito, los hace muy resistentes (suelen encontrarse, por lo general, bien preservados, aún después de verse sometidos a procesos bioestratinómicos como fosildia-genéticos, metamórficos e incluso después del tratamiento físico y químico empleado para su extracción de la roca que los incluye); (iii) el grupo presenta una rápida evolución y las especies una distribución estratigráfica corta, además, las líneas evolutivas de algunos taxones son bien conocidas por lo que son muy útiles para establecer biozonas; (iv) su estudio morfológico permite una clara, y en ocasiones bastante precisa, identificación taxonómica y su asignación a los distintos sistemas; (v) y las técnicas de extracción y la metodología empleada para su estudio son asequibles y sencillas.

Un factor importante a tener en cuenta a la hora de establecer una biozonación o escala bioestratigráfica con conodontos es que las formas nectobentónicas se ven afectadas por unos controles ecológicos bastante marcados, por lo que un taxón puede no registrarse en una facies determinada, aunque no significa que no se registre para esa edad. En estos casos algunos autores establecieron biozonaciones en función de los taxones presentes en el ambiente representado en la sucesión sedimentaria en la que trabajaban (próximo-distal, somero-profundo). Un ejemplo de esta situación es la biozonación para Gran Bretaña e Irlanda propuesta por VARKER & SEVASTOPULO (1985) para los pisos Tournaisiense y Visense (Fig. 8.1). No obstante, en este caso hay que señalar que la escala bioestratigráfica ampliamente empleada para esta región es la que VARKER & SEVASTOPULO (1985) definen para las “Facies de plataforma” y que HIGGINS (1975, 1985) también reconoció en parte en la Cuenca de Craven (Fig. 8.1). Las zonas definidas por VARKER & SEVASTOPULO (1985) para las “Facies de margen de plataforma y de cuenca” (Fig. 8.1), fueron propuestas por éstos a partir de zonas de conodontos belgas para unas facies muy locales del SO de Inglaterra e Irlanda. Por lo general, en Europa y Asia, las zonas de conodontos se encuentran en gran parte definidas por taxones cosmopolitas, lo que permite una correlación bastante aproximada entre las zonas de facies de plataforma y profundas de muchas de las cuencas carboníferas. La dificultad podría residir, en ocasiones, en la correlación de gran parte de las zonas de Eurasia con las de Norteamérica ya que, como señala HIGGINS (1981b), existe un cierto provincialismo en el Carbonífero, que se encuentra reflejado en unas facies muy someras y restringidas en Norteamérica y en una zonación basada en taxones de aguas someras (i.e. *Cavusgnathus*,

Kladognathus), especialmente para el Misisípico, respecto de unas zonas de medios más variados en Eurasia y con un mayor número de géneros y especies actuando como taxones nominales de zona.

En la Guía Estratigráfica Internacional (ISSC), tanto en la primera edición publicada por HEDBERG (1976; 1980-versión en español-) como en la segunda publicada por SALVADOR (1994), cuya versión abreviada de MURPHY & SALVADOR (1999) y de la que REGUANT & ORTIZ (2001) realizaron una versión abreviada en español, se describe el concepto de “unidad bioestratigráfica” y “biozona”. Según la guía (HEDBERG, 1980), una unidad bioestratigráfica es un “conjunto de estratos que se constituyen en una unidad por su contenido fósil o carácter paleontológico y que, por consiguiente, es posible diferenciar de los estratos adyacentes”. Asimismo, se aclara que “una unidad bioestratigráfica únicamente se halla dentro de los límites de la presencia observada del elemento bioestratigráfico definido sobre el cual se basa”. El término “biozona” es un término que “se aplica a cualquier unidad bioestratigráfica” (HEDBERG, 1980), “sin tener en cuenta ni su potencia ni su extensión geográfica” (REGUANT & ORTIZ, 2001) por lo que se emplea como el término abreviado de zona bioestratigráfica” (HEDBERG, 1980; REGUANT & ORTIZ, 2001). En la primera edición (HEDBERG, 1976, 1980) se reconocen cuatro tipos generales de biozonas: las zonas de conjunto o asociación (cenozona), extensión, apogeo e intervalo. En la segunda edición, REGUANT & ORTIZ, (2001), mencionan que, a estos cuatro tipos anteriores, se le suma la zona de linaje. En función de lo anterior, resulta muy interesante destacar lo señalado por MENÉNDEZ-ÁLVAREZ (1991) sobre la definición de biozonas con conodontos por parte de muchos autores. MENÉNDEZ-ÁLVAREZ (1991) comenta que tanto en conodontos como en otros grupos fósiles, se han establecido biozonas a partir de ellos mucho antes de que se enunciaran los conceptos de unidades bioestratigráficas y de los tipos de biozonas de la primera edición de la Guía Estratigráfica Internacional (HEDBERG, 1976), por lo que muchas biozonas de conodontos no se adscriben formalmente a un tipo de biozona concreto respecto de los definidos en la guía. Así, muchas zonas aunque a priori puedan parecer una zona de intervalo o de extensión de un taxón, al definir el autor de la zonación una serie de taxones característicos y/o diagnósticos que acompañan al taxón principal, también se manejan los conceptos de zona de conjunto (=asociación), zona de extensión coincidente de taxones o de zona oppeliana en HEDBERG (1976, 1980) (MENÉNDEZ-ÁLVAREZ, 1991). No obstante, MURPHY & SALVADOR (1999) y REGUANT & ORTIZ (2001) mencionan que las distintas biozonas no tienen una jerarquía ni son excluyentes entre sí, sino que “un intervalo estratigráfico único puede dividirse independientemente en zonas de extensión, zonas de intervalo, etc., según los rasgos bioestratigráficos escogidos”.

El ejemplo que MENÉNDEZ-ÁLVAREZ (1991) menciona en su Tesis Doctoral para ilustrar esta situación particular con las zonaciones de conodontos, es el de la Zona de Rango Concurrente (=Extensión Coincidente) de *Kladognathus-Gnathodus girtyi simplex* de HIGGINS (1975) para la Cuenca de Craven (norte de Inglaterra). El límite inferior de la zona viene definido por la primera aparición de *Gnathodus girtyi simplex* DUNN, y su límite superior por la primera presencia de *Gnathodus bilineatus bollandensis* (= *Gn. bollandensis* en esta Tesis). A su vez, HIGGINS (1975) enumera: (i) 10 especies características que suelen encontrarse juntas en esta zona (=zona oppeliana) y 4 especies diagnósticas (MENÉNDEZ-ÁLVAREZ, 1991), (ii) un género y tres especies cuya última presencia se produce en esta zona y (iii), una especie, cuya elevada abundancia es característica de esta zona (zona de abundancia o de acmé). Como menciona MENÉNDEZ-ÁLVAREZ (1991), no sólo la presencia de la especie o especies índice de la zona puede servir para reconocer la zona, sino que también, en ausencia de éstas, se pueden utilizar el resto de taxones que forman parte del conjunto de las especies diagnósticas o características, empleándose en el sentido de zona oppeliana. Otro ejemplo, pero ya posterior a la primera edición de la Guía Estratigráfica Internacional, es el de la Zona de *Gnathodus bilineatus bollandensis* definida por HIGGINS (1985), basándose en su zonación previa (HIGGINS, 1975). El límite inferior de esta zona se define a partir de la primera aparición de la especie índice, y su límite superior por la aparición de *Declinognathodus noduliferus*. En este caso también establece una serie de especies características, tanto en la parte baja de la zona [p. ej.: *Gnathodus bilineatus bollandensis*, *Gnathodus bilineatus bilineatus*, *Gnathodus girtyi girtyi* HASS, *Cavusgnathus naviculus*, etc.], como en la parte alta [p. ej.: *Gnathodus bilineatus bollandensis*, *Gnathodus bilineatus* y *Rhachistognathus minutus* (HIGGINS & BOUCKAERT)], que le permiten subdividir la zona en dos subzonas, inferior y superior.

Por último, un aspecto que merece ser mencionado, como bien destaca MENÉNDEZ-ÁLVAREZ (1991), es que por lo general los investigadores en conodontos suelen concebir las zonas de conodontos con una actitud más cercana al concepto de cronozona que de biozona (según el concepto de la Guía Estratigráfica Internacional), debido a, como señala este autor, “la trascendencia de los conodontos en cronoestratigrafía y en la correlación de muchos terrenos paleozoicos”. Aunque originalmente fuesen definidas como biozonas, con el tiempo gran parte de las zonas de conodontos gracias a un mayor número de estudios más detallados, así como una mejor correlación con las escalas estratigráficas, han pasado a ser consideradas como cronozonas, definiendo límites cronoestratigráficos bien establecidos en numerosas cuencas e incluso a nivel global. Un ejemplo de este hecho es el conodonto *Declinognathodus noduliferus* s.l. (ELLISON & GRAVES) que fue establecido como el marcador del límite Misisípico-Pensilvánico (WAGNER *et al.*, 1985; LANE *et al.*, 1999) y que define la primera

zona de conodontos del Pensilvánico, la Zona de *D. noduliferus*, permitiendo una correlación a nivel global de este límite y de la base del Bashkiriano.

8.1.- Límites cronoestratigráficos englobados en la sucesión carbonífera de la Meseta Central y de la Cuenca de Tindouf

En este apartado se discuten aquellos límites más importantes dentro del Carbonífero que podrían encontrarse en los materiales estudiados tanto en la región de Adarouch como en la Cuenca de Tindouf.

Límite Viseense-Serpujoviense

RICHARDS (2005, 2013b, p. 15) señala que el marcador bioestratigráfico con mayor potencial seleccionado para la definición de este límite es el conodonto *Lochriea zieglerei* NEMIROVSKAYA, PERRET & MEISCHNER, perteneciente al linaje *Lochriea nodosa* (BISCHOFF)-*L. zieglerei*. Aunque ha sido propuesto como el mejor candidato entre los estudiados, aún no ha sido votado como tal, ya que la distribución de este taxón y su primera presencia aún siguen siendo investigadas (RICHARDS, 2013b). *Lochriea zieglerei* es una de las formas ornamentadas del género y su potencial radica en que en diversas secciones de Europa y Asia, la primera aparición (FAD= “First Appearance Datum”) de este taxón coincide con el límite de subpisos regionales que implican el límite Viseense-Serpujoviense (NIKOLAEVA *et al.*, 2009; NEMYROVSKA *et al.*, 2011; Fig. 8.1) o en la parte basal del Brigantiense superior en el Bloque de Askrigg en el norte de Inglaterra (SEVASTOPULO & BARHAM, 2014) o a mitad del Veneviense (GIBSHMAN *et al.*, 2009; Fig. 8.2). Este aspecto ya fue señalado por SKOMPSKI *et al.* (1995) en un detallado trabajo en el que, además de definir claramente las características de cada especie de *Lochriea*, tanto formas ornamentadas como no ornamentadas, evaluaron el potencial como marcador bioestratigráfico de algunas de las especies ornamentadas de este género, entre ellas *L. zieglerei*. SKOMPSKI *et al.* (1995) indican que en Alemania, Inglaterra y los Pirineos, *L. zieglerei* se registra por debajo del límite Viseense-Serpujoviense, mientras que en Polonia y Ucrania lo hace por encima del límite. En la Cuenca de Moscú (Rusia), se producen las dos situaciones aunque, como menciona RICHARDS (2013b) en estudios posteriores en la Cuenca de Moscú se ha podido precisar el primer registro. Así, en la sección de la Cantera de Zaborie considerada como el lectoestratotipo del Serpujoviense, KABANOV *et al.* (2009) indican que *L. zieglerei* se registra por primera vez en la capa 3, justo por encima del límite del Subpiso Tarusiense, considerado como el primer subpiso regional del Serpujoviense, según el Esquema Unificado de la Plataforma Rusa (Fig. 8.2). En la Cantera de Novogurovsky, al S de la cantera de Zaborie, *L. zieglerei* se registra por primera vez en la capa 23 de esta sección (GIBSHMAN *et al.*, 2009), en el Veneviense superior, aproximadamente a 3 m por debajo del límite Veneviense-Tarusiense (Fig. 8.2). Esta especie también se

registra en el Veneviense en la sección de Lan'shino, localizada a 40 km de la sección de Novogurovsky (ALEKSEEV *en* SKOMPSKI *et al.*, 1995; GIBSHMAN *et al.*, 2009; KABANOV *et al.*, 2009). Posteriormente, KABANOV *et al.* (2013, 2014) señalan que en la Cantera de Zaborie *L. ziegleri* se encuentra presente junto con *Lochriea senckenbergica* NEMIROVSKAYA, PERRET & MEISCHNER, y que al correlacionar las distintas secciones del sur de la Cuenca de Moscú, el registro de este taxón en la sección de Zaborie en la base del Tarusiense, no se corresponde con la primera presencia evolutiva (FAD) de *L. ziegleri*, sino con el señalado por esta especie en las secciones de Novogurovsky y Lan'shino en la parte superior del Veneviense (Fig. 8.2).

RICHARDS (2013b) comenta el estado actual de conocimiento sobre el primer registro de *L. ziegleri* en las dos secciones que se encuentran siendo evaluadas y que son candidatas a convertirse en el GSSP ("Global Stratotype Section and Point", Estratotipo y Punto Global de Sección) del límite Viseense-Serpujoviense. Estas secciones son las de Naqing, en China meridional y la de Verkhnyaya Kardailovka, Urales Meridionales (RICHARDS & TASK GROUP, 2013).

La sección de Naqing (=Nashui) se localiza en la Provincia de Guizhou al sur de China y se caracteriza por ser de aguas relativamente profundas. QI & WANG (2005) y QI *et al.* (2014) han estudiado las asociaciones de conodontos, donde las formas del linaje *L. nodosa* y *L. ziegleri* se encuentran bien representadas. QI *et al.* (2014) han precisado el FAD de *L. ziegleri*, registrándolo a 60.1 m de la base de la sección y describen tres zonas de conodontos: zonas de *Gnathodus bilineatus*, de *Lochriea nodosa* y *Lochriea ziegleri* para el Viseense superior-Serpujoviense basal. GROVES *et al.* (2012) estudiaron los foraminíferos en materiales infra- y suprayacentes a la ubicación de este límite en esta sección pero no registraron formas diagnósticas del mismo. Otra sección que se está estudiando en la misma provincia es la de Yashui, que es de aguas someras, con abundantes corales rugosos y foraminíferos. Desafortunadamente, las asociaciones de conodontos no son muy abundantes y no se pudo documentar con precisión el linaje *L. nodosa-L. ziegleri*.

En la sección de Verkhnyaya Kardailovka (Urales Meridionales; Fig. 8.2) el FAD de *Lochriea ziegleri* se registra en la Capa 22a.1 (muestra 013). Esta muestra se localiza en dos metros de la sección en los que no hay registro de ammonoideos y se sitúa entre los últimos registros de ammonoideos de las genozonas de *Hypergoniatites-Ferganoceras* (muestra 015), tradicionalmente considerada como Viseense, y *Uralopronites-Cravenoceras* (muestra 012/3), tradicionalmente considerada como Serpujoviense. NIKOLAEVA *et al.* (2009) sugirieron que los 2 m entre las muestras 015 y 012/3, posiblemente deberían incluirse dentro de la parte basal de la Genozona de *Uralopronites-Cravenoceras* (Zona Nm1b1 o de *Dombartites carinatus*), debido a la presencia de *L. ziegleri* en la muestra 013.

Finalmente, NIKOLAEVA (2013a, b) decide emplear el FAD de *L. ziegleri* para localizar el límite Viseense-Serpujoviense en la sección de Verkhnyaya Kardailovka y considera que se encuentra dentro de la Genozona de *Hypergoniatites-Ferganoceras* abarcando ésta, también los niveles basales del Serpujoviense.

RICHARDS (2013b, p. 24) menciona que este límite, ya desde el 2010, también está siendo estudiado por los Doctores JAVIER SANZ-LÓPEZ y SILVIA BLANCO-FERRERA en las secciones de Millaró y Vegas de Sotres (RICHARDS, 2011, p. 8), ubicadas en la Zona Cantábrica y caracterizadas por carbonatos de la Formación Alba y de la Formación Barcaliente, que representan medios profundos de cuenca y de talud respectivamente. RICHARDS (2011) indica que estos últimos investigadores han señalado que se ha localizado con una cierta precisión la posición del primer registro evolutivo de *L. ziegleri* en ambas secciones y que en Millaró tiene una buena representación, siendo abundantes los ejemplares del linaje evolutivo *L. nodosa-L. ziegleri*. La sección de Vegas de Sotres es más pobre en las asociaciones de conodontos, aunque también en ella se reconoce el linaje *L. nodosa-L. ziegleri*, pero esta sección tiene la particularidad de contener pasadas y capas bioclásticas con abundantes foraminíferos, que permiten calibrar las zonaciones de conodontos y foraminíferos (CÓZAR *et al.*, 2015a, 2016). En la sección de Vegas de Sotres, *L. ziegleri* se registra en el Veneviense superior (muestra VSC-1B3 de conodontos, equivalente a la muestra VSF-0 de foraminíferos (CÓZAR *et al.*, 2015a, 2016). Además, se cuenta con el estudio bioestratigráfico detallado con conodontos elaborado por SANZ-LÓPEZ *et al.* (2007) y por otros autores (p. ej., MENÉNDEZ-ÁLVAREZ, 1991; GARCÍA-LÓPEZ & SANZ-LÓPEZ, 2002b) y con la presencia de abundantes ammonoideos a lo largo de la sección. Todo ello, hace que, en opinión de RICHARDS (2013b, p. 24) y RICHARDS & TASK GROUP (2013, pp. 35, 37), esta sección pueda sumarse a las otras dos secciones conocidas que son candidatas para GSSP del límite Viseense-Serpujoviense.

Límite Misisípico-Pensilvánico (Serpujoviense-Baskhiriense)

La Subcomisión de Estratigrafía del Carbonífero (Subcommission on Carboniferous Stratigraphy, SCCS) aprobó durante el X Congreso Internacional de Estratigrafía y Geología del Carbonífero celebrado en Madrid (1983) el empleo del conodonto *Declinognathodus noduliferus* s.l. (ELLISON & GRAVES) como marcador bioestratigráfico del límite del Misisípico-Pensilvánico, indicando para ello, el uso de la primera presencia evolutiva de este taxón (FAD) entre las zonas de ammonoideos de *Eumorphoceras* y *Homoceras* (WAGNER *et al.*, 1984; WAGNER *et al.*, 1985; LANE & MANGER, 1985; LANE *et al.*, 1999). Actualmente, este límite separa los subsistemas del Carbonífero Misisípico/Pensilvánico definidos, originalmente, en Norteamérica y que posteriormente fueron adoptados para la escala geocronológica global (HECKEL & CLAYTON, 2006). Anteriormente, el

Misisípico y Pensilvánico equivalían en Europa Occidental al Dinantiense y la parte inferior del Silésico, el primero y, al resto del Silésico, el segundo, mientras que en el esquema cronoestratigráfico ruso, equivalían al Carbonífero inferior, el primero, y al Carbonífero medio y superior, el segundo. En cuanto a las zonas de ammonoideos, en Europa Occidental, la Zona de *Eumorphoceras* (E) se corresponde con los subpisos Pendleense y Arnsbergiense, y la Zona de *Homoceras* (H) con los subpisos Chokieriense y Alportiense (Fig. 8.1). *Declinognathodus noduliferus* s.l. (representado por *D. inaequalis*) presenta su FAD en la segunda subzona del Chokieriense (Zona de ammonoideos H_{1a2}) en Europa occidental (RILEY *et al.*, 1994; VARKER, 1994) de forma que el límite del Misisípico-Pensilvánico se situaría cerca de la base del Chokieriense, dentro del Namuriense A. En el Esquema Unificado de la Plataforma Rusa, este límite se localizaría entre los pisos Serpujoviense-Bashkiriense y entre los subpisos Zapaltyubiense-Voznesseniense (Fig. 8.2).

Posteriormente, de todas las secciones candidatas a convertirse en Sección y Punto de Estratotipo de Límite Global (GSSP) [i.e. sección de Stonehead Beck (norte de Inglaterra), Kalmius (Ucrania), Aksu (Uzbekistán) y Arrow Canyon (Nevada, E.E.U.U.)], la elegida por la Comisión Internacional de Estratigrafía (ICS) y ratificada en 1996 por el Comité Ejecutivo de la IUGS fue la sección de Arrow Canyon (LANE *et al.*, 1999), debido a que en el intervalo de la sucesión en el que se localiza el límite, no se registran hiatos estratigráficos y se encuentran representados, además, otros grupos fósiles (conodontos, foraminíferos, braquiópodos) (NEMYROVSKA *et al.*, 2011). En la sección de Arrow Canyon (LANE *et al.*, 1999), el FAD de *Declinognathodus noduliferus* s.l. se localiza en la muestra 61B, donde se recuperan los primeros ejemplares de este taxón. Este límite coincide con la base de la zona de conodontos de *noduliferus-primus* de BAESEMAN & LANE (1985). Por debajo de esta zona, en Arrow Canyon se encuentra definida la subzona superior de la Zona de *muricatus* (BAESEMANN & LANE, 1985), en la cual se registran numerosos especímenes considerados como formas transicionales entre *Gnathodus girtyi simplex* y *Declinognathodus noduliferus* s.l. La presencia de formas evolutivas intermedias entre los dos taxones fue uno de los factores que permitió posicionar el límite y definir el FAD preciso de *D. noduliferus* s.l. y, por lo tanto, entre otros aspectos, que la sección de Arrow Canyon fuese la seleccionada. El problema existente es que tanto en Europa Occidental y Oriental como en Asia, *D. noduliferus* es común en aquellas secciones donde se registra el límite del Misisípico-Pensilvánico, pero *Gn. g. simplex* está presente en un número limitado de secciones (Inglaterra: HIGGINS, 1975, 1985; Europa Oriental: NIKOLAEVA *et al.*, 2009).

En el momento de la elección de *Declinognathodus noduliferus*, las subespecies conocidas hasta el momento eran *D. n. inaequalis* (= *D. inaequalis* en la presente Tesis), *D. n. noduliferus* (ELLISON & GRAVES), *D. n. ja-*

ponicus (IGO & KOIKE) y *D. n. lateralis* (HIGGINS & BOUCKAERT), siendo *D. n. inaequalis* la primera en aparecer en el Chokieriense, seguida inmediatamente de *D. n. noduliferus*, *D. n. lateralis* y, ya más avanzado el Chokieriense, *D. n. japonicus* (ver HIGGINS, 1975). Posteriormente, *D. n. lateralis* fue considerada como una especie distinta, *D. lateralis*, y no una subespecie de *D. noduliferus*. En la actualidad, las subespecies de *D. noduliferus* suelen considerarse como especies, debido a que sus características morfológicas así como su registro estratigráfico permiten diferenciarlas (VARKER, 1994; MIZUNO, 1997; SANZ-LÓPEZ *et al.*, 2006; SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA, 2013). En la sección de Aksu, en el sur de Tien Shan (Uzbekistán), NIGMADGANOV & NEMIROVSKAYA (1992), describieron una especie nueva, *Declinognathodus prae-noduliferus* NIGMADGANOV & NEMIROVSKAYA, presente en la Zona de *Homoceras* (H₁) y cuyo primer registro se situaba en niveles más antiguos que la primera presencia evolutiva de *D. noduliferus* s.l. En ese mismo trabajo, describen una especie nueva de gnatódido, *Gnathodus postbilineatus* NIGMADGANOV & NEMIROVSKAYA, que se registra a finales de la Zona de *Eumorphoceras* (E₂), en niveles más jóvenes que *Gnathodus bilineatus bollandensis* HIGGINS & BOUCKAERT. Estos dos nuevos taxones les permitieron definir dos nuevas zonas de conodontos, la Zona de *Gn. postbilineatus*, y la Zona de *D. prae-noduliferus*, correspondiendo a la última zona del Serpujoviense y la primera zona del Bashkiriense, respectivamente. La sección de Aksu se caracteriza por ser, de todas las propuestas para el límite Misisípico-Pensilvánico (= "Mid Carboniferous Boundary"), la única con una asociación de conodontos característica de aguas muy profundas según NEMYROVSKA *et al.* (2011). En esta sección los gnatódidos son abundantes y especialmente los del grupo *bilineatus*, registrándose muchas formas transicionales entre las diversas especies/subespecies del grupo *bilineatus*. NIGMADGANOV & NEMIROVSKAYA (1992) y NEMIROVSKAYA & NIGMADGANOV (1994) observaron que no sólo existían formas intermedias entre los taxones del grupo *bilineatus*, sino que también se registraban formas transicionales entre especies de *Gnathodus* y, en concreto del grupo *bilineatus*, y *Declinognathodus*. La evolución de los caracteres morfológicos de los integrantes de estos dos grupos (ver capítulo de Sistemática del presente trabajo), apoya la propuesta realizada unos años antes por GRAYSON *et al.* (1990) por la cual, *Declinognathodus* no habría derivado de *Gn. g. simplex*, sino de *Gn. bilineatus*. Así, NIGMADGANOV & NEMIROVSKAYA (1992), NEMIROVSKAYA & NIGMADGANOV (1994) y NEMYROVSKA (1999) propusieron que la evolución filogenética del grupo sería la siguiente, *Gn. b. bollandensis*-*Gn. postbilineatus*-*D. prae-noduliferus*-*D. noduliferus*. En esta sección, además de registrarse su primera presencia en niveles más antiguos que los de *D. noduliferus* s.l., la Zona de *D. prae-noduliferus* se caracteriza porque en ella aún se encuentran presentes ejemplares de especies del Misisípico como *Gnathodus* y *Lochriea*, que se extinguen poco después y antes del primer registro de *D. noduliferus*. Este hecho permite situar esta zona, junto con los datos de ammonoideos, al inicio de la Genozona de *Homoce-*

ras (Subzona de *Isohomoceras*) ofreciendo así una explicación a la presencia de declinognatódidos en Eurasia aun existiendo escasos registros de *Gn. g. simplex*, el cual era considerado como su ancestro. En la sección de Stonehead Beck, una sección al norte de Inglaterra de facies de medios marinos profundos, pero algo menos profundos que los de la sección de Aksu, VARKER (1994) reasigna especímenes de *Gn. b. bollandensis* determinados en RILEY *et al.* (1987) a *Gn. postbilineatus*. En la Cuenca del Donets, NEMYROVSKA (1999) reconoce igualmente la Zona de *Gn. postbilineatus* en la parte superior del subpiso Zapaltyubiense (Fig. 8.2) que se extiende hasta el límite del Misisípico-Pensilvánico. SANZ-LÓPEZ *et al.* (2006, 2007) también registraron *Gn. postbilineatus* en otras secciones con facies de aguas profundas, en concreto en la Zona Cantábrica (Fm Barcaliente, sección de Millaró y sección tipo de la Fm Barcaliente) y Pirineos (sección de la cantera de Azkarate), y *D. praenoduliferus* en la Fm Barcaliente en la localidad de Bandujo y en la sección tipo de la Fm Barcaliente. NEMYROVSKA *et al.* (2011) reconocieron ejemplares de *Gn. postbilineatus* y *D. praenoduliferus* en la sección de La Lastra (Fm Barcaliente, Dominio Palentino, Zona Cantábrica), en los mismo intervalos temporales que los observados en la sección de Aksu, y permitiendo reconocer las zonas de conodontos de los taxones nominales también en la sección de La Lastra.

La primera presencia de *Declinognathodus* en diversas secciones en la Zona Cantábrica llevó a MENÉNDEZ-ÁLVAREZ (1991) a definir la Zona de *noduliferus-lateralis*. El límite inferior de esta zona se define por la primera aparición de cualquier especie del género *Declinognathodus*, debido a que en las secciones estudiadas por él no se observa un orden claro en el primer registro de las distintas especies de declinognatódidos.

Posteriormente, SANZ-LÓPEZ *et al.* (2006) describieron una nueva subespecie de declinognatódido, *Declinognathodus noduliferus berneseae* SANZ-LÓPEZ, BLANCO-FERRERA, GARCÍA-LÓPEZ & SÁNCHEZ DE POSADA en la sección de Millaró (León, Cordillera Cantábrica) y en la cantera de Azkarate (Pirineos) que originalmente incluyeron dentro del grupo *D. noduliferus* s.l. y que posteriormente fue elevada al rango de especie (NEMYROVSKA *et al.*, 2011; SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA, 2013). SANZ-LÓPEZ *et al.* (2006) incluyen dentro de la variabilidad de su concepto de *D. berneseae* parte de los elementos descritos e ilustrados como *D. praenoduliferus* por NIGMADGANOV & NEMIROVSKAYA (1992). Los primeros registros de ejemplares de *D. berneseae* se producen entre los 2,5 y 2,8 m por encima de la base de la Fm Barcaliente en la sección de Millaró (muestra MILL-13F; SANZ-LÓPEZ *et al.*, 2006), entre los 3 y 8,5 m por encima de la base de la Fm Barcaliente en la sección tipo de ésta (muestras BAR-1 y BAR-2; SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA, 2013) y a la base del miembro Ochaverri (aproximadamente a 3,5 m) de la Fm Iraty en la cantera de Azkarate (muestra NA-8; Pirineos) (SANZ-LÓPEZ *et al.*, 2006). Respecto a

la Fm Iraty, PERRET (1993) registró los primeros declinognatódidos de su zona de *D. noduliferus* en los primeros 7 a 15 m de la formación, según SANZ-LÓPEZ *et al.* (2006). En la muestra 345 de la Fm Barcaliente en la localidad de Bandujo, SANZ-LÓPEZ *et al.* (2006), obtuvieron un único elemento de *D. praenoduliferus* mientras que en la sección tipo de la Fm Barcaliente, *D. berneseae* aparece conjuntamente con *D. praenoduliferus* en la muestra BAR-8, a 135 m por encima de la base de la sección, y a 132-126,5 m de las primeras muestras con *D. berneseae* (BAR-1 y BAR-2). SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA (2013) también registran *D. berneseae* en los primeros metros de la Fm Barcaliente en otras secciones de la Zona Cantábrica (Barcaliente, Figares y Bandujo) y, según SANZ-LÓPEZ *et al.* (2006) y SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA (2013), un ejemplar mencionado por HIGGINS (1962) proviene del techo de la Fm Alba, sobre la que yace la Fm Barcaliente. *D. inaequalis* no aparece por primera vez hasta los 147,53-147,60 m por encima de la base de la Fm Barcaliente en la sección tipo (muestra, BAR-18; SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA, 2013) y es esta especie (o subespecie según los autores), según SANZ-LÓPEZ *et al.* (2006), SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA (2013) y SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA en RICHARDS (2013a, pp. 11-12), el primer declinognatódido registrado en la muestra 61B de la sección de Arrow Canyon y GSSP del límite del Misisípico-Pensilvánico, según los elementos ilustrados por BRECKLE *et al.* (1997) e incluidos por estos últimos en su lista de taxones reconocidos. Esto implicaría que *D. berneseae* sería, junto con *D. praenoduliferus*, uno de los primeros declinognatódidos en aparecer evolutivamente, antes que cualquiera de las subespecies de *D. noduliferus* y antes del límite Misisípico-Pensilvánico.

SANZ-LÓPEZ *et al.* (2006) y SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA (2013) estudiaron detalladamente las características morfológicas de ejemplares de *D. berneseae*, *D. praenoduliferus*, de las distintas subespecies incluidas en *D. noduliferus* y de formas intermedias entre ellos, tanto de su propio material como del ilustrado por otros autores en otras cuencas y propusieron un nuevo esquema filogenético. Según el esquema de SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA (2013), *Gn. postbilineatus* habría dado origen a *D. berneseae* y *D. praenoduliferus*. Asimismo, *D. berneseae* habría sido el ancestro de *D. inaequalis* (en el Chokieriense inferior), de *D. noduliferus* (dentro del Chokieriense, pero poco después de la aparición de *D. inaequalis*) y de *D. japonicus* (ya avanzado el Chokieriense y bastante posteriormente a la primera presencia de *D. inaequalis* y *D. noduliferus*). *D. lateralis* habría evolucionado a partir de *D. praenoduliferus*, a diferencia de lo que postulan NEMIROVSKAYA & NIGMADGANOV (1994) para quienes *D. praenoduliferus* habría sido el ancestro de *D. noduliferus*.

NEMYROVSKA (en NEMYROVSKA *et al.*, 2011) también reconoce ejemplares de *Declinognathodus praenoduliferus* y *D. berneseae* junto con *D. inaequalis* en la sección de La Lastra (Palencia, Dominio Palentino,

Zona Cantábrica) en un mismo nivel, en el que se situaría el límite Misisípico-Pensilvánico. Esta autora señala que tanto la sección de Aksu como la de La Lastra son muy similares, siendo ambas de facies muy profundas. Debido a esto, la evolución filogenética del grupo *bilineatus* para este período de tiempo se encuentra muy bien representada, con la presencia de *Gn. bilineatus*, *Gn. postbilineatus*, y los primeros declinognátodidos, *D. praenoduliferus* y *D. berneseae*, lo que no ocurre en Arrow Canyon, donde la reconstrucción de la línea filogenética del género *Declinognathodus* y todas sus especies/subespecies se basa en el taxón *Gnathodus girtyi simplex* como ancestro. Por ello, NEMYROVSKA (en NEMYROVSKA *et al.*, 2011), siguiendo a NIGMADGANOV & NEMIROVSKAYA (1992) y NEMIROVSKAYA & NIGMADGANOV (1994) considera que cualquier declinognátodido debería poder emplearse para definir el límite Misisípico-Pensilvánico y, como consecuencia, el límite Serpujoviense-Bashkiriense, razón por la cual menciona que se emplea el concepto de *D. noduliferus* s.l. como marcador del límite Misisípico-Pensilvánico. En función de esto, NEMYROVSKA (en NEMYROVSKA *et al.*, 2011) señala que la primera zona de conodontos del Serpujoviense en la sección de La Lastra, es la Zona de *D. praenoduliferus* y no la zona de *D. noduliferus*. Por el contrario, para SANZ-LÓPEZ *et al.* (2006), SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA (2013) y SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA en RICHARDS (2013a), *D. inaequalis* sería, como ya hemos visto, el primer declinognátodido del grupo *noduliferus* que nos indicaría el límite Misisípico-Pensilvánico en Arrow Canyon (Nevada, LANE *et al.*, 1999). A su vez, SANZ-LÓPEZ *et al.* (2006), SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA (2013) documentan que *D. berneseae* se registra antes que *D. inaequalis*, especialmente en la sección tipo de la Fm Barcaliente, donde incluso *D. praenoduliferus* se registra junto con *D. berneseae* bastantes metros por debajo del primer registro de *D. inaequalis*. Además, SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA (2013) destacan que en otras secciones del norte de España, el primer registro de varios declinognátodidos se produce a más de 100 m por debajo de la primera presencia de *D. inaequalis*, en materiales asignados al Misisípico.

8.2.- Escalas bioestratigráficas

Gran Bretaña e Irlanda

VARKER & SEVASTOPULO (1985) y HIGGINS (1995) analizaron las zonaciones de conodontos propuestas por diferentes autores establecidas en los distintos afloramientos carboníferos de Gran Bretaña e Irlanda y las distribuciones de los taxones más importantes bioestratigráficamente y, a partir de estos datos, definieron las zonas de las escalas bioestratigráficas con conodontos ampliamente empleadas en la actualidad para esta región.

VARKER & SEVASTOPULO (1985) tuvieron en cuenta para la elaboración de su esquema bioestratigráfico: (i) las zonas definidas por RHODES *et al.* (1969) fundamen-

talmente, en la región de Avon Gorge (en la Provincia del Suroeste), posteriormente modificada por AUSTIN (1973), (ii) las zonas definidas por METCALFE (1981) en las Craven Lowlands del norte de Inglaterra y (iii) las zonas descritas por HIGGINS & VARKER (1982) en Ravenstondale, Cumbria. VARKER & SEVASTOPULO (1985) propusieron dos esquemas para el Viseense, uno para facies de plataforma, basándose en los esquemas de AUSTIN (1973), METCALFE (1981) y HIGGINS & VARKER (1982) y otro para las facies de margen de plataforma y de cuenca que caracterizan el suroeste de Inglaterra y de Irlanda, indicando la utilidad de las zonas de conodontos definidas en Bélgica para estas últimas zonas (Fig. 8.1). Así, para el Viseense reconocen las zonas de *Gnathodus homopunctatus* (común a ambos tipos de facies), de *Lochriea commutata*, *Gnathodus bilineatus*, *L. mononodosa* y *Gnathodus girtyi collinsoni* para las facies de plataforma, y las zonas de *L. commutata*, una unidad informal con taphrognátidos, la Zona de *Gn. bilineatus* para las facies de margen de plataforma y de cuenca. VARKER & SEVASTOPULO (1985) señalan que se tratan de zonas de asociación que se caracterizan por la presencia de diversos taxones de conodontos característicos en la asociación pero cuyos límites inferiores se definen por la primera presencia de una especie bioestratigráficamente relevante y que, a su vez, da nombre a la zona correspondiente, y cuyo límite superior viene definido por la primera presencia de un nuevo marcador bioestratigráfico que nombra a la zona suprayacente.

Respecto a la zonación estándar establecida por VARKER & SEVASTOPULO (1985) para Gran Bretaña e Irlanda, trabajos posteriores podrían indicar la conveniencia de revisar el límite inferior de la Zona de conodontos de *Lochriea nodosa*. En Inglaterra, la Zona de *Gnathodus mononodosus* (= *Lochriea mononodosa*) fue definida por RHODES *et al.* (1969) en Avon Gorge (Bristol) al SO de Inglaterra, basándose en el primer registro estratigráfico de este taxón. *L. nodosa* no se registra hasta la siguiente zona en este área, la Zona de *Gnathodus girtyi collinsoni*, también de edad Brigantiense superior y definida por los mismos autores. METCALFE (1981), en cambio, reconoce *L. nodosa* pero no *L. mononodosa* (RHODES, AUSTIN & DRUCE) en las Craven Lowlands (Cuenca de Craven, N de Inglaterra), siendo la primera la que da nombre a la zona de conodontos del Brigantiense superior en ese área. Las zonas definidas en un primer momento por RHODES *et al.* (1969) y modificadas posteriormente por AUSTIN (1973), las zonas de conodontos de *L. mononodosa* y *L. nodosa*, fueron incluidas en la zonación general de conodontos propuesta por VARKER & SEVASTOPULO (1985) para el Viseense de Gran Bretaña e Irlanda, siendo ambas reconocibles en el Brigantiense superior. En Irlanda, SOMERVILLE (1999) indica que en varias secciones del Viseense superior, *L. nodosa* se registra antes que *L. mononodosa* en el Brigantiense superior, excepto en la sección de la Cantera de Cookstown (Condado de Tyrone) en Irlanda del Norte donde se

produce la situación contraria, pero en esta sección, *L. mononodosa* se encuentra representada por un único elemento P₁. En todo caso, ya JONES & SOMERVILLE (1996) consideraron que *L. nodosa* pudiese tener mayor valor bioestratigráfico que *L. mononodosa*, prefiriendo emplear el primer taxón para la penúltima zona de conodontos del Viseense en su esquema bioestratigráfico del Tournaisiense y Viseense de Irlanda. Otro trabajo que merece ser destacado especialmente es el DAVIES *et al.* (1993), quienes registran conjuntamente *L. mononodosa* y *L. nodosa* desde la base de la caliza Gayle Limestone en las Facies de Yoredale (Bloque de Askrigg, norte de Inglaterra), de edad Brigantiense inferior (Zona de ammonioideos P₁) (CÓZAR & SOMERVILLE, 2004). Cabe señalar, como se explicará de forma detallada en el apartado 8.3, que CÓZAR & SOMERVILLE (2014, 2015) observaron ciertos desfases en las correlaciones tradicionales que se asumían entre los esquemas cronoestratigráficos en las facies someras del norte de Inglaterra correspondientes a Europa Occidental y los de la Plataforma Rusa. Una de estas correlaciones implicaba que la base del Namuriense se correlacionaba con la base del Serpujoviense del esquema ruso. Sin embargo, las calizas (p. ej.: Miembro Scar Limestone) asignadas al Brigantiense superior (Viseense superior), al compararlas en base a las asociaciones de foraminíferos con las de la Plataforma Rusa, se podrían asignar al Tarsiense, primer subpiso del Serpujoviense. En función de lo anterior, los materiales infrayacentes a la Scar Limestone y de edad Viseense superior (entre ellas la Gayle Limestone) en las facies someras del norte de Inglaterra, también podrían presentar esta problemática en la correlación entre ambos esquemas cronoestratigráficos, por lo que sería necesaria una revisión exhaustiva de las asociaciones y distribución de los distintos grupos fósiles para calibrar esta correlación. Debido a esto último, en la Figura 8.1, por el momento se siguen los datos de DAVIES *et al.* (1993) y se considera que el límite inferior de la Zona de *L. mononodosa* del esquema bioestratigráfico de Gran Bretaña e Irlanda pueda ser más antiguo que el establecido por VARKER & SEVASTOPULO (1985), localizándolo con los datos actuales en el Brigantiense inferior.

HIGGINS (1985) empleó en su esquema bioestratigráfico, las zonas ya reconocidas por este autor en 1975 e introdujo ligeras modificaciones a la luz de nuevos conocimientos sobre la distribución de algunos taxones con relevancia bioestratigráfica y de zonas de conodontos nuevas propuestas en publicaciones posteriores a 1975 (p. ej. METCALFE, 1981). Su zonación (Fig. 8.1) se basa fundamentalmente, en la distribución de las asociaciones de conodontos de la Cuenca de Craven, donde la sucesión carbonífera es de facies profundas y donde los ammonioideos son abundantes y permiten una zonación detallada. Aunque las zonas de este autor traten, fundamentalmente, de asociaciones de conodontos de aguas profundas, también incorpora datos de las asociaciones de conodontos de facies someras de otras áreas del norte de Inglaterra (i.e. Bloque de Askrigg, Stainmore Trough, Bloque de

Alston, Northumberland Trough). Al comparar las asociaciones de uno y otro tipo de facies, HIGGINS (1985) observó que, a excepción de algún taxón, son muy similares, por lo que consideró que se podía aplicar su zonación a las asociaciones registradas en medios de plataforma someros a relativamente profundos.

HIGGINS (1985) reconoce la zona de *Gnathodus girtyi collinsoni*, propuesta por RHODES *et al.* (1969) y define seis zonas de conodontos propias, que abarcan desde el Viseense terminal (parte superior del Brigantiense superior) al Westfaliense inferior (Westfaliense A) (Fig. 8.1). Estas zonas son: de *Kladognathus-Gnathodus girtyi simplex*, *Gnathodus bilineatus bollandensis*, *Declinognathodus noduliferus*, *Idiognathoides corrugatus-Idiognathoides sulcatus* y de *Idiognathoides sinuatus-Idiognathoides primulus*. Respecto a la zonación propuesta en su trabajo de 1975, los únicos cambios que introdujo se relacionan con las zonas de *Gnathodus bilineatus bollandensis* y *Declinognathodus noduliferus*. En HIGGINS (1975) la primera zona del Arnsbergiense se denominaba Zona de *Gn. b. bollandensis-Cavusgnathus naviculus* y abarcaba las subzonas de ammonioideos E_{2a}-E_{2c}, excepto la parte superior de esta última subzona de ammonioideos. Su límite inferior se definía por la primera presencia de *Gn. b. bollandensis* y se caracterizaba porque muchos taxones de las faunas típicas del Asbiense-Pendleense no se extendían más allá de su límite superior. En la parte superior de la Subzona E_{2c} (Arnsbergiense terminal) de algunas secciones, se producía un cambio marcado y abrupto en las faunas de conodontos, por lo que HIGGINS (1985) consideró que estas faunas que se caracterizaban por la presencia de *Idiognathoides* (= *Rhachistognathus*) *minutus*, deberían incluirse en las faunas caracterizadas por *Declinognathodus*. Como comenta HIGGINS (1985), el revisar otras faunas del mismo intervalo de tiempo y la definición de *D. noduliferus* (entendido como s.l.) como marcador del límite Misisípico-Pensilvánico (WAGNER *et al.*, 1984, 1985), llevó a este autor a redefinir la Zona de *Gn. b. bollandensis-C. naviculus* y renombrarla como Zona de *Gn. b. bollandensis*. El cambio en las asociaciones dentro del Arnsbergiense, permitió a HIGGINS (1985) dividir a la Zona de *Gn. b. bollandensis* en una parte inferior y otra superior que equivalen: la parte inferior, a la Zona de *Gn. b. bollandensis* (E_{2a}-E_{2b}) de HIGGINS (1975) y, la parte superior, a la Subzona de *Idiognathoides* (= *Rhachistognathus*) *minutus* (E_{2c}, subzona inferior de la Zona de *Idiognathoides noduliferus-Streptognathodus lateralis*) de HIGGINS (1975). Este cambio también afecta a la Zona de *D. noduliferus* (por encima de la de *Gn. b. bollandensis*) porque abarca un intervalo de tiempo menor que la Zona de *Idiognathoides noduliferus-Streptognathodus lateralis* de HIGGINS (1975). Cabe mencionar, que la parte superior que contiene las faunas de *Rhachistognathus minutus*, sólo se reconoce en Inglaterra, en Edale (HIGGINS, 1975) y en el Sondeo de Duffield (REYNOLDS, 1977), ambos en Derbyshire (HIGGINS, 1985). Las zonas se basan en la primera presencia del taxón nominal de ésta y sus límites superiores quedan

	Europa Occidental			E.E.U.U. Midcontinent	Islas Británicas (VARKER & SEVASTOPULO, 1985; HIGGINS, 1985)		Zona Cantábrica		Pirineos (PERRET & WEYANT, 1994)	Cuenca de Béchar, Algeria (WEYANT, 1985)
	1	2	3		Facies de margen de plataforma y de cuenca (Zonas de conodontos belgas útiles en el SO de Inglaterra y de Irlanda)	Facies de plataforma	(MENÉNDEZ-ÁLVAREZ 1991; SANZ-LÓPEZ et al., 2007)	(NEMYROVSKA, 2005; NEMYROVSKA et al., 2011)		
Pensilvánico (p.p.)	Namuriense	C	Yeadoniense	G1	Morrowiense (p.p.)	<i>Ids. sinuatus</i> - <i>Ids. primulus</i>		<i>Id. delicatus</i>	<i>Ids. sinuatus</i>	<i>Id. delicatus</i>
			Marsdeniense	R2		<i>Ids. corrugatus</i> - <i>Ids. sulcatus</i>		<i>Ids. sinuatus</i>		
		B	Kinderscoutiense	R1		<i>D. noduliferus</i>		<i>D. noduliferus</i>	<i>D. noduliferus</i>	<i>D. noduliferus</i>
			Alportiense	H2		<i>Ids. sinuatus</i> <i>Ids. asiaticus</i> <i>D. noduliferus</i> <i>D. praenoduliferus</i>				
			Chokieriense	H1						
	Viseense	superior	A	Arnsbergiense	E2	<i>Gn. bilineatus</i> <i>bollandensis</i>	superior <i>Gn. truyolsi</i> inferior <i>Gn. bilineatus</i> <i>bollandensis</i>	<i>Gn. truyolsi</i> <i>Gn. truyolsi</i>	<i>Pa. nodosus</i> - <i>Gn. bilineatus</i>	<i>Rh. muricatus</i> <i>A. unicornis</i>
				Pendleense	E1	<i>Kladognathus</i> - <i>Gn. girtyi simplex</i>		<i>L. nodosa</i>		<i>L. nodosa</i>
		superior		Brigantiense	sup. P2 inf. P1	<i>Gn. g. collinsoni</i> <i>L. mononodosa</i>		<i>L. nodosa</i>		
				Asbiense	sup. B2 inf. B1	<i>Gn. bilineatus</i>	<i>Gn. bilineatus</i>	<i>Gn. bilineatus</i>		<i>Gn. bilineatus</i>
				Holkeriense	S2	unidad informal con taphrognátidos <i>L. commutata</i>	<i>Gn. praebilineatus</i>	<i>Gn. praebilineatus</i> ?		<i>Ps. homopunctatus</i> <i>Pa. homopunctatus</i>
Misisípico (p.p.)	Viseense	inferior		Arundiense	C1 S1	<i>L. commutata</i>	<i>Gn. texanus</i>			
				Chadiense (p.p.)	Cf4	<i>Gn. homopunctatus</i>				

Figura 8.1.- Correlación de los pisos y subpisos de Europa Occidental y Norteamérica del Carbonífero con las zonas de foraminíferos, ammonoideos y conodontos para Europa Occidental (Gran Bretaña e Irlanda, Zona Cantábrica y Pirineos) y Norte de África (Cuenca de Béchar). 1. Subpisos de Europa Occidental. 2. E₁-G₁. Zonas de ammonoideos según BISAT (1924, 1928). 3. Cf4-Cf9 Zonas de foraminíferos definidas por CONIL et al. (1980). Osag.: Osagense. A.: *Adetognathus*, D.: *Declinognathodus*, g.: *girtyi*, Gn.: *Gnathodus*, Id.: *Idiognathodus*, Ids.: *Idiognathoides*, L.: *Lochriea*, Pa.: *Paragnathodus* (= *Lochriea*), Ps.: *Pseudognathodus* (= "*Gnathodus*"), Rh.: *Rhachistognathus*.

definidos por la presencia del siguiente taxón con importancia bioestratigráfica y que da nombre a la zona superior.

Tanto VARKER & SEVASTOPULO (1985) como HIGGINS (1985) indican para cada zona una serie de especies y subespecies características, que como se ha mencionado anteriormente, permitirían, según los autores, el reconocimiento de la zona de conodontos únicamente por la asociación presente y sin la necesidad de la presencia del taxón índice. En la práctica, muchas de las especies de conodontos típicas del Misisípico tienen una distribución estratigráfica bastante amplia, abarcando un extenso intervalo del tiempo,

por lo que en algunos casos, es complicado reconocer una zona determinada sólo por la asociación de conodontos si falta el taxón índice de la zona o los característicos.

Un último aspecto a destacar es la presencia de *Lochriea ziegleri* en los Pennines, (norte de Inglaterra) donde se registra por primera vez en los niveles inferiores de la caliza Middle Limestone en el Bloque de Askrigg (VARKER en SKOMSPKI et al., 1995; SEVASTOPULO & BARHAM, 2014), es decir, en el Brigantiense (Viseense), por debajo del Pendleense (Namuriense).

Cordillera Cantábrica (Zona Cantábrica, Norte de España)

En la Cordillera Cantábrica se han definido numerosas zonaciones locales y/o regionales con conodontos de la sucesión carbonífera de esta área, así como zonas nuevas de aplicación local al esquema bioestratigráfico general de la misma área (p. ej.: ADRICHEM BOOGAERT, 1967; HIGGINS, 1974; HIGGINS & WAGNER-GENTIS, 1982; SOO-IN PARK (1983); MENÉNDEZ-ÁLVAREZ, 1991; SANZ-LÓPEZ *et al.*, 2007).

De todos los estudios llevados a cabo con conodontos en la Cordillera Cantábrica, cabe destacar la Tesis Doctoral realizada por MENÉNDEZ-ÁLVAREZ (1991), en la que se basa gran parte de la zonación indicada en la Figura 8.1, debido a que ésta puede aplicarse de forma generalizada en gran parte de las secciones carboníferas en esta zona. MENÉNDEZ-ÁLVAREZ (1991) estudió las asociaciones de conodontos de las formaciones Alba, Barcaliente, Valdeteja, Cuevas y Ricacabello, en las regiones de Somedo-Correcilla, Sobía-Bodón, Aramo, Ponga y Picos de Europa (Zona Cantábrica). En total, este autor estudió 230 muestras de 26 secciones y localidades aisladas, distinguiendo hasta 100 especies de elementos conodontales de plataforma o pectiniformes. Según MENÉNDEZ-ÁLVAREZ (1991), en la elaboración de la zonación propuesta en su trabajo, realizó una combinación de las zonas de conodontos propuestas por diversos autores. Así, para el Famenienense-Viseense inferior se basó en los trabajos de LANE *et al.* (1980), SANDBERG *et al.* (1978) y ZIEGLER & SANDBERG (1984), para el Viseense inferior-medio, en las zonas de conodontos de BELKA (1985), para el Viseense superior en las zonas de GROESSENS (1974) y para el Namuriense-Westfaliense en el trabajo de HIGGINS (1975). Para el intervalo Famenienense (Devónico Superior)-Langsettiense (Westfaliense, Carbonífero) distingue 15 zonas de conodontos de las cuales, 8 pertenecen al Viseense-Namuriense que es el intervalo de tiempo que nos interesa en este trabajo. En orden estratigráfico, las 8 zonas del Viseense-Namuriense son: Zona de *Gnathodus texanus*, *Gnathodus praebilineatus*, *Gnathodus bilineatus*, *Lochriea nodosa*, *Gnathodus bollandensis*, *Declinognathodus noduliferus*-*Declinognathodus lateralis*, *Idiognathoides sinuatus* e *Idiognathoides delicatus* (Fig. 8.1). Las cuatro primeras zonas fueron reconocidas por MENÉNDEZ-ÁLVAREZ (1991) exclusivamente en la Formación Alba. La Zona de *Gnathodus bollandensis* se distingue tanto en la Fm Alba como en la Fm Barcaliente. Las zonas de *D. noduliferus*-*D. lateralis* e *Ids. sinuatus* también fueron reconocidas en la Fm Barcaliente así como en la Fm Valdeteja. En esta última formación fue reconocida igualmente, la Zona de *Id. delicatus*, así como en la Fm Ricacabello. MENÉNDEZ-ÁLVAREZ (1991) empleó para definir los límites inferiores y superiores de las zonas el primer registro del taxón nominal de la zona y el primer registro del taxón nominal de la siguiente zona a excepción de dos zonas. El límite inferior de la Zona de *D. noduliferus*-*D. lateralis* se reconoce según el autor, por la aparición del género *Declinognathodus*

dentro del registro estratigráfico, y su límite superior por la aparición de cualquier especie de *Idiognathoides*. El límite superior de esta zona es el límite inferior de la Zona de *Ids. sinuatus* cuyo límite superior viene definido por la aparición de cualquier especie de *Idiognathodus*, aunque la zona siguiente, que es la Zona de *Id. delicatus*, su límite inferior se define por el primer registro de *Id. delicatus* GUNNELL.

Localmente, algunos autores distinguen otras zonas de conodontos, como la Zona de *Lochriea multinodosa*, reconocida y definida por HIGGINS & WAGNER-GENTIS (1982) en las localidades de Olleros de Alba, Camplongo, Getino, Venta de Getino, Matallana, Entrago, Villabellaco y Revilla. En cambio, en la secciones de Entrago y Olleros de Alba, MENÉNDEZ-ÁLVAREZ (1991) aunque también registra *Lochriea multinodosa* (WIRTH) en su zona de *L. nodosa*, no reconoce la zona de *L. multinodosa*.

Otro trabajo importante en cuanto a bioestratigrafía en el norte de España es el de SANZ-LÓPEZ *et al.* (2007). Estos autores realizan una revisión de las asociaciones de conodontos del Serpujoviense, no sólo de la Zona Cantábrica sino también de afloramientos carboníferos de Pirineos. A partir del estudio de colecciones de conodontos propias así como de otros autores, entre ellos de MENÉNDEZ-ÁLVAREZ (1991), reconocen y definen una nueva zona, la Zona de *Gnathodus truyolsi*, cuyo límite inferior viene marcado por la entrada del conodonto *Gnathodus truyolsi* SANZ-LÓPEZ, BLANCO-FERRERA, SÁNCHEZ DE POSADA & GARCÍA-LÓPEZ, una forma que podría incluirse dentro del grupo *Gnathodus bilineatus* s.l.. De hecho, según SANZ-LÓPEZ *et al.* (2007) su ancestro sería *Gnathodus bollandensis*. El límite superior de la Zona de *Gn. truyolsi* se define por el primer registro del conodonto *Declinognathodus noduliferus*, el cual da nombre a la zona siguiente. A nivel local, en la sección de Carranques (Zona Cantábrica) GARCÍA-LÓPEZ & SANZ-LÓPEZ (2002a) registran *Lochriea cruciformis* (CLARKE) que SANZ-LÓPEZ *et al.* (2007) consideran como taxón nominal de la zona de conodontos del mismo nombre en la misma sección. La Zona de *L. cruciformis* es la siguiente zona a la Zona de *L. nodosa* y anterior a la Zona de *Gn. truyolsi*. En cambio, no registran la Zona de *Gn. bollandensis* en esta sección.

En Palencia, al norte de la Falla de Ruesga (Dominio Palentino) NEMYROVSKA (2005) y NEMYROVSKA *et al.* (2011) reconocen otras zonas de conodontos aparte de las zonas tradicionalmente definidas en el resto de la Zona Cantábrica (Fig. 8.1). NEMYROVSKA (2005) en su estudio de la sucesión condensada carbonífera de aguas profundas de Triollo, que abarca la parte superior del Viseense inferior (unidad litoestratigráfica de Carrión) al Serpujoviense (unidad litoestratigráfica de La Peña) reconoce las zonas de *Gnathodus praebilineatus*, *Gnathodus bilineatus* y *Lochriea nodosa* en la parte Viseense de la sucesión. Debido a la presencia del taxón *Lochriea zieglerei* en las tres secciones levantadas (en ambos flancos del sinclinal y en el flanco consecutivo

del anticlinal, respectivamente) considera que se encuentra representado el límite Viseense-Serpujoviense en la Fm Carrión. NEMYROVSKA (2005) indica que *L. ziegleri* es un mejor marcador potencial del límite Viseense-Serpujoviense que *Lochriea multinodosa* (CLARKE), que se registra en un nivel ligeramente más antiguo en la sección, ya que la primera presencia evolutiva de *L. ziegleri* se encuentra calibrada por ammonioideos y por poseer una distribución geográfica más amplia que *L. multinodosa* (WIRTH). Por ello, define la Zona de *L. ziegleri*, considerándola como la primera zona de conodontos del Serpujoviense en la sección de Triollo, siendo su límite inferior la aparición del taxón nominal. Desafortunadamente, sólo puede establecer su límite inferior debido a que el núcleo del sinclinal en el que se levantaron dos de las tres secciones se encuentra oculto en una zona deformada por la falla que lo atraviesa. Actualmente, la Zona de *L. ziegleri* se reconoce tanto en Europa Oriental (Cuenca de Moscú: ALEKSEEV, 2009; KABANOV *et al.*, 2014; Urales Meridionales: NIKOLAEVA *et al.*, 2009; KULAGINA *et al.*, 2011) como en Asia (China: QI & WANG, 2005; QI *et al.* 2014), y en Europa Occidental (NEMYROVSKA *et al.*, 2011; CÓZAR *et al.*, 2015a, 2016). Hay que destacar que *L. ziegleri* se ha documentado en otras secciones de la Zona Cantábrica: en la sección de Carranques se registra conjuntamente con *Lochriea cruciformis* (GARCÍA-LÓPEZ & SANZ-LÓPEZ, 2002a; SANZ-LÓPEZ *et al.*, 2007), en el Arnsbergiense en la sección de El Portillín SANZ-LÓPEZ *et al.*, 2007) o en Olleros de Alba, junto con *L. multinodosa* en un nivel ligeramente superior a la primera presencia de *L. nodosa* (GARCÍA-LÓPEZ & SANZ-LÓPEZ, 2002b).

La sección de La Lastra también se localiza al norte de la Falla de Ruesga. NEMYROVSKA (en NEMYROVSKA *et al.*, 2011) estudió las asociaciones de conodontos presentes en la Fm Barcaliente de esta sección comprendiendo el intervalo Serpujoviense-Bashkiriense. Debido a la presencia de determinados taxones de conodontos con un importante valor bioestratigráfico, esta autora reconoció en la sucesión las zonas de conodontos de *Lochriea ziegleri*, *Gnathodus truyolsi*, *Gnathodus postbilineatus*, *Declinognathodus praeonoduliferus*, *Declinognathodus noduliferus*, *Idiognathoides asiaticus* e *Idiognathoides sinuatus*. El límite inferior de todas estas zonas se basa en la primera presencia del taxón nominal y el límite superior en el primer registro del taxón que da nombre a la siguiente zona, aunque también presenta una serie de taxones característicos de cada zona (NEMYROVSKA *et al.*, 2011). La Zona de *L. ziegleri* abarca gran parte del Serpujoviense según la autora, reconociendo únicamente para el Serpujoviense superior (equivalente al Arnsbergiense superior) la Zona de *Gn. postbilineatus*. El límite inferior de la Zona de *L. ziegleri* no puede ser definido con exactitud, debido a que el primer nivel muestreado en esta sección ya contiene el taxón índice de la zona. De todas formas, NEMYROVSKA (en NEMYROVSKA *et al.*, 2011) considera que debe encontrarse próximo porque los ejemplares obtenidos de *L. ziegleri* aún no poseen la ornamentación bien desarrollada que presentan las formas

más características de esta especie y por la existencia de numerosas formas intermedias entre *Lochriea nodosa* y diversas especies de *Lochriea* que tienen una ornamentación más desarrollada. Sin embargo, en la sección de Vegas de Sotres, el FAD de *L. ziegleri* se localiza en la parte media-inferior del miembro Canalón en la Formación Alba (=Veneviense superior; CÓZAR *et al.*, 2015a, 2016). Asimismo, cabe destacar que la autora no reconoce la Zona de *Gnathodus bollandensis* para el Serpujoviense superior (Arnsbergiense), aunque en la sección de La Lastra se registran ejemplares de *Gn. bollandensis* desde el primer nivel muestreado, junto con ejemplares de *L. ziegleri*. Según NEMYROVSKA (en NEMYROVSKA *et al.*, 2011), se trata de pocos ejemplares y, además, de formas juveniles de *Gn. bollandensis*, lo que dificulta su diferenciación de formas juveniles de *Gnathodus bilineatus* (= *Gn. bilineatus bilineatus*). Debido a esto, considera que esta asociación de ejemplares de *Gn. bollandensis* es aparentemente anómala por lo que no reconoce la zona de conodontos del mismo nombre, y señala que la zona de *Gn. bollandensis* podría ser equivalente en La Lastra a la Zona de *Gn. truyolsi* que sí se reconoce en esta sección. Aún así, la autora menciona que la presencia de estos especímenes juveniles de *Gn. bollandensis* podría indicar que la parte inferior de la sección es algo más moderna que Serpujoviense temprano, lo que contradice, a su vez, la posibilidad de que la parte inferior de la sección se encuentre próxima al límite inferior de la Zona de *L. ziegleri* como también menciona la autora. *Gn. bollandensis* es una especie característica del Arnsbergiense de Europa Occidental (Serpujoviense superior) (HIGGINS, 1975; 1985; CONIL *et al.*, 1991) o del Protviense superior-Zapalyubiense del esquema unificado de la Plataforma Rusa y sus equivalentes en otras cuencas de Europa Oriental (ALEKSEEV, 2009; KABANOV *et al.*, 2009; DAVYDOV *et al.*, 2010; KULAGINA *et al.*, 1992). Por el contrario, la Zona de conodontos de *L. ziegleri* sería la primera zona de conodontos del Serpujoviense, allí donde se reconoce y caracteriza el Serpujoviense inferior (ALEKSEEV, 2009; KABANOV *et al.*, 2009, 2014; KULAGINA *et al.*, 2011; QI & WANG, 2005; QI *et al.*, 2014; NIKOLAEVA *et al.*, 2009; CÓZAR *et al.*, 2015a; 2016).

Las zonas de *Gnathodus postbilineatus* y *Declinognathodus praeonoduliferus* reconocidas en La Lastra por NEMYROVSKA (en NEMYROVSKA *et al.*, 2011) (Fig. 8.1) fueron originalmente definidas para la sección de Aksu en Tien Shan (Uzbekistán, Asia Central; NIGMADGANOV & NEMIROVSKAYA, 1992) donde los taxones nominales de cada zona fueron registrados y descritos por primera vez. La Zona de *Gn. postbilineatus* es considerada como la última zona del piso Serpujoviense. El límite Misisípico-Pensilvánico y de los pisos Serpujoviense-Bashkiriense fue localizado en la sección de Aksu por la presencia de tres taxones: *Declinognathodus praeonoduliferus*, *D. inaequalis* y *D. berneseae*. Según NEMYROVSKA, (en NEMYROVSKA *et al.*, 2011), estos tres taxones se registran por primera vez en la sección de La Lastra en el mismo nivel; tal vez *D. praeonoduliferus* pueda presentar un registro ligeramente más antiguo aunque lo señalan con

dudas. Debido a la similitud entre las asociaciones de esta sección con las de Aksu en Uzbekistán, ambas de aguas muy profundas, la autora considera que cualquier declinognátido podría emplearse para reconocer este límite. Por esta razón, NEMYROVSKA (en NEMYROVSKA *et al.*, 2011) considera que *D. praenoduliferus* sería en este caso el indicador del límite Misisípico-Pensilvánico y que la primera zona del Bashkiriense en la sección de La Lastra es la Zona de *D. praenoduliferus*, al igual que en Tien Shan (NIGMADGANOV & NEMIROVSKAYA, 1992; NEMIROVSKAYA & NIGMADGANOV, 1994).

Por último, cabe señalar que en la sección de Aksu, *Idiognathoides asiaticus* NIGMADGANOV & NEMIROVSKAYA se registra dentro de la Zona de *D. praenoduliferus* y poco después del primer registro del taxón nominal de esta zona, por lo cual no se ha definido una zona propia para *Ids. asiaticus*. En cambio, en la sección de La Lastra estudiada por NEMYROVSKA *et al.* (2011), *Ids. asiaticus* se registra con posterioridad a cualquier declinognátido, incluido *D. noduliferus* (o la subespecie *D. n. noduliferus* según el autor) y previamente al registro de *Idiognathoides sinuatus* (HARRIS & HOLLINGSWORTH), con lo que definen una zona de conodontos propia cuyo límite inferior viene marcado por la primera presencia de *Ids. asiaticus* y el superior por la primera presencia de *Ids. sinuatus* (Fig. 8.1). En función de estos datos, NEMYROVSKA *et al.* (2011) interpretan que, en la sección de La Lastra *Ids. asiaticus* tendría un registro más tardío que en la sección de Aksu.

Pirineos (norte de España y sur de Francia)

Diversos autores han tratado la bioestratigrafía con conodontos de los Pirineos (p. ej. WIRTH, 1967; MARKS & WENSINK, 1970; BOERSMA, 1973, entre otros), pero fue la Doctora Marie-France Perret, quien en diversos trabajos en los años 70 y especialmente, con su Tesis Doctoral (PERRET, 1993), elaboró una zonación detallada con conodontos que es la que se emplea hoy en día. Esta zonación fue publicada en un trabajo con Marcel Weyant (PERRET & WEYANT, 1994), en el que también correlacionaron las zonas de conodontos reconocidas en Pirineos con las de otras zonas de Europa Occidental (Montañas Cantábricas, Islas Británicas, Irlanda, Bélgica, Alemania, Austria y Polonia), Europa Oriental (Rusia, Ucrania), Asia (China), Norteamérica (E.E.U.U.) y norte de África (Cuenca de Béchar, Algeria). En total, PERRET (1993) y PERRET & WEYANT (1994) reconocieron 14 zonas de conodontos en los Pirineos Centrales y Occidentales para el Famienense superior-Moscoviense inferior, de las que 5 pertenecen al intervalo Viseense-Bashkiriense inferior y que se reconocen dentro de las formaciones Calizas de Aspe Brousset y Calizas de Iraty. PERRET (1993) identificó y definió las siguientes zonas de conodontos: Zona de *Pseudognathodus* (=“*Gnathodus*“) *homopunctatus*, *Gnathodus bilineatus*-*Paragnathodus commutatus* (=“*Lochriea commutata*“), *Paragnathodus nodosus*-*Gnathodus bilineatus*; *Declinognathodus noduliferus* e

Idiognathoides sinuatus (Fig. 8.1). Las zonas llevan el nombre del taxón índice cuyo primer registro suele definir el límite inferior de la zona, y en el caso que lleven el nombre de dos taxones, el primero se refiere al taxón que con cuya presencia se define el límite inferior y el segundo, al más abundante pero que ya se encuentra en la zona subyacente (PERRET & WEYANT, 1994). Asimismo, para cada zona indica los taxones que presentan su último registro dentro de la misma, así como las especies características dentro de ella.

Dentro de la Zona de *Gnathodus bilineatus*-*Paragnathodus commutatus* (Fig. 8.1), *Paragnathodus commutatus* (BRANSON & MEHL) es uno de los taxones más comunes. Según PERRET (1993) y PERRET & WEYANT (1994), aparece casi al mismo tiempo que *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY), sólo que en algunas secciones lo hace a techo de la zona de conodontos anterior, mientras que en otros ligeramente después.

La Zona de *Paragnathodus nodosus*-*Gnathodus bilineatus* (PERRET, 1993; y PERRET & WEYANT, 1994) (Fig. 8.1) presenta un límite inferior que se caracteriza por la aparición casi simultánea de diversas especies ornamentadas de *Lochriea*, entre ellas de *L. nodosa*, y al ser una zona que se reconoce a nivel global, la zona lleva su nombre y se extiende durante gran parte del Viseense superior (V3c) y todo el Serpujoviense. Tanto PERRET (1993) como PERRET & WEYANT (1994) no distinguen el límite Viseense-Serpujoviense, el cual se encontraría incluido dentro de esta zona, en la Fm Calizas de Aspe-Brousset. En el trabajo de SKOMPSKI *et al.* (1995), PERRET menciona que en la parte francesa meridional de los Pirineos, las especies de *Lochriea* con nódulos grandes en su plataforma, como *L. zieglerei* y *L. multinodosa*, se registran justo por debajo del límite Viseense-Serpujoviense y que podrían emplearse para definir este límite. En el caso de *L. multinodosa*, PERRET & WEYANT (1994) mencionan que no ha podido definirse una zona como tal, como en el caso de algunas secciones de la Cordillera Cantábrica (HIGGINS & WAGNER-GENTIS, 1982) ya que este taxón no se registra después de *L. nodosa*; de hecho suele coincidir con este último y en pocas secciones lo precede ligeramente. *L. zieglerei* se registra en los Pirineos Occidentales, al sur del valle de Brousset (sección de Crêtes de Soques y Tourmont) y en los Pirineos Centrales, en la sección de Col des Tantes (PERRET en SKOMPSKI *et al.*, 1995).

PERRET (1993) y PERRET & WEYANT (1994) señalan que la Zona de *Paragnathodus nodosus*-*Gnathodus bilineatus* (Fig. 8.1) engloba las zonas de *Gn. bilineatus bilineatus*-*Gn. nodosus* y *Gn. bilineatus bilineatus*-*Gn. bilineatus bollandensis* de PERRET (1979, 1985). PERRET (1993) reconoce algunos ejemplares de *Gnathodus bilineatus* de pequeño tamaño, con el parapeto corto y recto, y cuya plataforma de tamaño reducido no presenta una ornamentación bien desarrollada. Según esta autora, estas formas son muy similares a *Gnathodus bollandensis*, que tanto en PERRET (1993) y PERRET & WEYANT

Figura 8.2.- Correlación de los pisos y subpisos de Europa Oriental y Occidental con las zonas de conodontos para la Cuenca del Donets, Cuenca de Moscú y Urales Meridionales. Los límites de zonas en línea discontinua indican límites que no han podido ser definidos con precisión. **1.** Límite Viseense-Serpujoviense en sentido tradicional y formalmente propuesto. **2.** Nueva propuesta de límite Viseense-Serpujoviense estudiada por la ICCS. **3.** Correlación de los subpisos de la Cuenca del Donets y la Cuenca de Moscú con el piso y los subpisos de Europa Occidental según DAYDOV *et al.* (2010). **4.** Correlación de los subpisos de la Cuenca de Moscú con los de Europa Occidental según ALEKSEEV (2009). **5.** Correlación de los subpisos de la Cuenca de Moscú con los de Europa Occidental según KABANOV *et al.* (2014); las flechas indican que los límites podrían localizarse en niveles más antiguos o modernos según KABANOV *et al.* (2014). **6.** Correlación de los subpisos de los Urales Meridionales con los de Europa Occidental según NIKOLAEVA *et al.*, (2009). Arnsber.: Arnsbergiense, Chad.: Chadiense, inf.: inferior Serp.: Serpujoviense, sup.: superior. C.: *Cavusgnathus*, D.: *Declinognathodus*, Gn.: *Gnathodus*, Ids.: *Idiognathoides*, L.: *Lochriea*, Ngn.: *Neognathodus*. Pa.: *Paragnathodus* (= *Lochriea*).

pertenecientes a la sección de La Estiva/Chinipro e identificadas como *Gn. bilineatus bollandensis* y *Gn. bilineatus* cf. *bollandensis* (PERRET, 1993, pl. CX, fig. 28 y pl. CX, figs. 18, 19, respectivamente) dentro de la Zona de *L. nodosa*, no son formas de *Gn. bilineatus bollandensis* sino pertenecientes a la especie *Gnathodus kienensis* PAZUKHIN. Por el contrario, NEMYROVSKA (2005) considera que el ejemplar de *Gn. bilineatus bollandensis* de PERRET (1993; pl. CX, fig. 28) debería incluirse den-

tro de *Gnathodus cantabricus* BELKA & LEHMAN, mientras que los ejemplares asignados a *Gn. bilineatus* cf. *bollandensis* por PERRET (1993) y a *Gn. kiensis* por SANZ-LÓPEZ *et al.* (2004) considera que no se deberían asignar ni a *Gn. kiensis* ni a *Gn. cantabricus*. Dentro de la Zona de *L. nodosa*-*Gn. bilineatus*, KULLMANN *et al.* (2008) reconocen ammonoideos como *Proshumardites delepinei* SCHINDEWOLF, *Delepinoceras* sp. y *Zephyroceras* sp. cuyo registro se limita al Serpujoviense superior (Zona de *Eumorphoceras*, E₂) según estos autores y que se correspondería con el Arnsbergiense en Alemania, con la Genozona de *Fayettevillea-Delepinoceras* (Nm1c) de Rusia (KULLMANN *et al.*, 2008) y con el Arnsbergiense de las Islas Británicas. En cuanto a los conodontos, los taxones más abundantes son *Gn. ex. gr. bilineatus*, *L. commutata* y *L. nodosa*. Dentro del grupo *Gn. ex. gr. bilineatus* engloban formas pertenecientes al grupo *bilineatus*, pero que debido a sus características fueron posteriormente incluidas dentro de otras especies de *bilineatus bilineatus* o como una especie distinta. Así, en la sección de Pont d'Urds (Gave d'Aspe, Pirineos occidentales) identifican unos ejemplares que se corresponderían con las especies *Gn. bilineatus* subsp. A de JI & ZIEGLER y *Gn. bilineatus* subsp. B de GARCÍA-LÓPEZ & SANZ-LÓPEZ que, según KULLMANN *et al.* (2008), son similares a dos nuevos taxones descritos por SANZ-LÓPEZ *et al.* (2007) en la Cordillera Cantábrica: *Gnathodus millarensis* SANZ-LÓPEZ, BLANCO-FERRERA, SÁNCHEZ DE POSADA & GARCÍA-LÓPEZ y *Gnathodus truyolsi* (KULLMANN *et al.*, 2008; fig. 9.19 y figs. 9.12, 9.16, 10.16, 10.24, respectivamente). En Col des Tantes KULLMANN *et al.* (2008) también registran un ejemplar de *Gn. ex. gr. bilineatus* que los autores consideran similar a *Gn. millarensis* (KULLMANN *et al.*, 2008; Fig. 9.10), mientras que en Crêtes des Soques y Tourmont describen otros elementos que también incluyen dentro de *Gn. ex. gr. bilineatus* (KULLMANN *et al.*, 2008; figs. 8.7, 8.12, 8.21, 8.22) y que, según los autores, son similares a *Gnathodus bilineatus leonicus* SANZ-LÓPEZ, BLANCO-FERRERA, SÁNCHEZ DE POSADA & GARCÍA-LÓPEZ, también descritos por SANZ-LÓPEZ *et al.* (2007). Tanto *Gn. truyolsi* como *Gn. bilineatus leonicus* y *Gn. millarensis* son formas cuyo ancestro sería *Gn. bilineatus bilineatus* y características de la Zona de *Gn. truyolsi*, propuesta por SANZ-LÓPEZ *et al.* (2007), de edad Arnsbergiense superior. En la Cantábrica, *Gn. millarensis* y *Gn. bilineatus leonicus* se registran en el Arnsbergiense terminal y, por lo tanto, Serpujoviense terminal. De hecho, SANZ-LÓPEZ *et al.* (2007) señalan que varios ejemplares de los Pirineos ilustrados por PERRET (1993) e identificados por esta autora como *Gn. bilineatus bilineatus* (ROUNDY), entran dentro del concepto de *Gn. truyolsi*, por lo que señalan que esta especie también se encuentra en las pizarras intercaladas entre las calizas del techo de la Fm Calizas de Aspe-Brousset (sección de Pont d'Urds y sección Col des Tantes). Otros ejemplares ilustrados por PERRET (1993) de la Fm Iraty en Sahun (Pirineos centrales) y en Iraty (Pirineos Vascos) pertenecen también a *Gn. truyolsi*, según SANZ-LÓPEZ *et al.* (2007). En la sección de Pont d'Urds, KULLMANN *et al.*

(2008) registran, a su vez, *Gn. postbilineatus*. Tanto los ammonoideos como los conodontos confirman una edad Arnsbergiense superior para la parte superior de la Zona de *L. nodosa*-*Gn. bilineatus* equivalente a la Zona de *Gn. truyolsi* de la Zona Cantábrica.

El límite inferior de la Zona de *Declinognathodus noduliferus* (Fig. 8.1) viene marcado por la aparición de diversas especies del género *Declinognathodus*, ya que dependiendo de la sección, el orden de aparición de *D. noduliferus* y *D. lateralis* varía según PERRET (en PERRET, 1993, PERRET & WEYANT, 1994). PERRET & WEYANT (1994) consideran que esta zona es equivalente con la Zona de ammonoideos de *Homoceras*, aunque la incluyen dentro del Serpujoviense, esto es debido a que en ese trabajo todavía se consideraba que la base del Bashkiriense coincidía con la Zona de *Reticuloceras*. Aún así, PERRET & WEYANT (1994) señalan el límite del Misisípico-Pensilvánico mediante la aparición de *D. noduliferus* s.l., el cual en su Tabla 1 (p. 691) se encuentra dentro del Serpujoviense.

Por último, la Zona de *Idiognathoides sinuatus* (Fig. 8.1) abarca el Bashkiriense inferior (desde las zonas de ammonoideos *Reticuloceras*, R, a *Gastrioceras*, G₁) y su límite inferior viene marcado por la primera presencia de diversas especies de *Idiognathoides*, tales como *Idiognathoides sinuatus* HARRIS & HOLLINGSWORTH e *Idiognathoides sulcatus sulcatus* HIGGINS & BOUCKAERT.

Cuenca de Béchar (norte de África)

La zonación que se presenta en la Figura 8.1 para el norte de África, es la definida en el trabajo de WEYANT (1985) y se basa en la sucesión de conodontos registrada en los valles de Saoura-Zousfana y en los djebels (montes) cercanos de la Cuenca de Béchar. Según WEYANT (1985), de las cuencas saharianas estudiadas hasta ese momento (Cuencas de Illizi, Reggan, Ahnet, Mouydir, Timimoun y Tindouf), la Cuenca de Béchar es la que presenta la sucesión de conodontos más completa por lo que se ha considerado como la secuencia de referencia para la mayoría de las cuencas del norte de África. En esta área se definieron diez zonas de conodontos desde los pisos Tournaisiense a Moscoviense, cuyos límites inferiores se encuentran definidos por el primer registro de la especie nominal de la zona. Estas zonas, como originalmente se encuentran definidas son: para el Tournaisiense, las zonas de *Siphonodella sulcata*, *Siphonodella crenulata* y *Scaliognathus anchoralis*; para el Viseense, las zonas de *Paragnathodus homopunctatus* (= "*Gnathodus*" *homopunctatus*), *Gnathodus bilineatus*, *Paragnathodus nodosus* (= *Lochriea nodosa*), *Adetognathus unicornis* y *Rhachistognathus muricatus*; y para el Bashkiriense, las zonas de *Declinognathodus noduliferus* e *Idiognathodus delicatus* (Fig. 8.1). Esta última zona abarca gran parte del Bashkiriense y el Moscoviense en la región. Al norte de la cuenca, WEYANT & PAREYN, (1975) registraron una sucesión de conodontos similar, pero en secuencias condensadas, donde se distin-

guieron otras dos faunas de conodontos del Tournaisiense aunque, como menciona WEYANT (1985), se encuentran geográficamente restringidas. Estas dos nuevas faunas son la fauna de *Protognathodus*, en el límite entre el Famenienense superior-Tournaisiense y la fauna de *Dolymae bouckaerti*, inferior a la Zona de *Scaliognathus anchoralis*. En total, para la Cuenca de Béchar se describieron doce zonas de conodontos sólo que las zonas de *S. sulcata* y *S. crenulata* no se diferencian en la parte norte de la cuenca donde, en cambio, se registran las faunas de *Protognathodus* y de *Dolymae bouckaerti*, mientras que en la parte sur, las zonas de *Pa. commutatus* y *Gn. bilineatus* no se distinguen con la misma precisión que en la parte norte (WEYANT, 1985).

NEMYROVSKA *et al.* (2006) estudiaron las asociaciones de conodontos de la Fm El Hariga en el Valle de Saoura, que WEYANT (1985) dató como Viseense inferior y cuya parte inferior asignó a la Zona de *Pseudognathodus* (=“*Gnathodus*“) *homopunctatus* y la superior a la Zona de *Gnathodus bilineatus*. NEMYROVSKA *et al.* (2006) señalan que esta formación contiene las últimas formas tournaisienses de gnatódidos, junto formas viseenses de conodontos como *Pseudognathodus homopunctatus*, formas no ornamentadas de *Lochriea* y *Kladognathus tenuis/complectens*. Hacia la mitad de la sección se registran los primeros *Mestognathus beckmanni* y en la parte superior cabe destacar la presencia de *Idioproniodus healdi*, *Gnathodus praebilineatus* y a techo *Gn. bilineatus* s.l. y *Vogelgnathus campbelli*. Estas asociaciones confirman los datos de WEYANT (1985) y una edad de Viseense inferior para la Fm El Hariga (NEMYROVSKA *et al.*, 2006).

Las doce zonas distinguidas por WEYANT (1985) se reconocen en otras cuencas de Europa Occidental, Oriental y Asia, fundamentalmente (ver, por ejemplo, PERRET & WEYANT, 1994). WEYANT (1985) destaca dos grandes cambios en las asociaciones de conodontos durante el período de tiempo representado en la sucesión carbonífera de esta Cuenca. Uno de ellos se corresponde con el cambio de faunas que se produce entre el miembro superior de la Formación Hassi Sguilma y la Formación El Hariga, que el autor considera igual al que se produce en el área tipo de Dinant en Bélgica en el límite Tournaisiense-Viseense, descrito por GROESSENS (1974). El segundo cambio faunístico se produce en el miembro inferior de la Fm Tagnana, que el autor correlaciona con el del límite Misisípico-Pensilvánico. Este último cambio implica una renovación de las asociaciones de conodontos respecto de las que caracterizan el Viseense superior, debido al registro de *Declinognathodus noduliferus* y *Declinognathodus lateralis*, así como un empobrecimiento en el número de especies presentes. WEYANT (1985) señala que el registro de *D. noduliferus* en la capa E del Miembro 1 de la Fm Tagnana, es indicativo del límite Misisípico-Pensilvánico.

En una revisión posterior de diversas cuencas saharianas realizada por CÓZAR *et al.* (2015b), se indica que

el Miembro 1 de la Fm Tagnana, así como la parte superior de la Fm Djenien, infrayacente a la Fm Tagnana, son calizas oolíticas, dolomías y areniscas con restos de plantas que suelen verse afectadas por paleokarsts (LE-MOSQUET & PAREYN, 1985). Además, WEYANT en un informe no publicado de 1981, menciona la presencia de *Idiognathoides sulcatus* en unos niveles finos de calizas suprayacentes que CÓZAR *et al.* (2015b) correlacionan, en función de la litología, con la capa F del Mb 1 de la Fm Tagnana, implicando que la parte superior de este miembro ya es Krasnopolyaniense (Zona R₁ de ammonoideos). Este hecho se ve confirmado con el registro del ammonoideo *Vallites*, el cual también sería indicativo del Krasnopolyaniense. Esto podría significar, según CÓZAR *et al.* (2015b), que el registro de *Declinognathodus noduliferus*, puede ser tardío o que realmente no se corresponda a su primera aparición ya que su registro es muy próximo al de *Ids. sulcatus* y *Vallites*, y que las facies presentes en la parte superior de la Fm Djenien y el Mb 1 de la Fm Tagnana no son las más favorables para los conodontos ni ammonoideos. En cuanto a los foraminíferos, CÓZAR *et al.* (2015b) señalan que LYS (1979) ya asignó toda la Fm Tagnana a la Zona H de ammonoideos y sugirió que el techo de la Fm Djenien también debería asignarse a la parte basal de la Zona H, en función de los foraminíferos *Iriclinella spirilliformis* y de *Asteroarchaediscus cf. postrugosus*. CÓZAR *et al.* (2015b) también señalan la presencia de *Eostaffella postmosquensis* y, especialmente, de *Plectostaffella varvariensis* que se registran en la parte superior de la Fm Djenien y que suelen estar presentes en el Bashkiriense basal (Vozneseniense). Estos autores indican que estos taxones han sido empleados como indicadores del Bashkiriense por varios autores (p. ej.: AIZENVERG *et al.*, 1979a; EINOR, 1996; LYS (1985); VACHARD & MASLO, 1996; entre otros). En función de todo lo anterior, CÓZAR *et al.* (2015a), consideran que el límite Misisípico-Pensilvánico debería localizarse nuevamente, en un nivel inferior al definido por WEYANT (1985), en la mitad de la Fm Djenien.

Cuenca del Donets (Ucrania)

La sucesión carbonífera de la Cuenca del Donets (Ucrania) es una de las más completas de Europa Oriental (DAVYDOV *et al.*, 2010), en la que se distinguen de 250 a 300 niveles de calizas y aproximadamente 250 niveles de carbón. Esta cuenca ha sido ampliamente estudiada con conodontos y, especialmente, los pisos Serpujoviense y Bashkiriense (NEMYROVSKA, 1999). Como señala NEMYROVSKA (1999), se han realizado numerosos trabajos para elaborar una zonación de conodontos preliminar para esta cuenca (NEMIROVSKAYA, 1982, 1983, 1987; BARSKOV *et al.*, 1987; POLETAEV *et al.* 1991; NEMIROVSKAYA & NIGMADGANOV, 1994). Uno de los trabajos más recientes en el que se recopila la información bioestratigráfica de distintos grupos fósiles (ammonoideos, foraminíferos y conodontos) es el de DAVYDOV *et al.* (2010). En la escala cronoestratigráfica que presentan en su Figura 2 (p. 4), los datos de conodontos se basan en los trabajos de POLETAEV (1981), POLETAEV

et al. (1991), NEMYROVSKA (1999) y NEMYROVSKA *et al.* (1999). Esta zonación de conodontos se refleja en la Figura 8.2 del presente trabajo y, como puede observarse, a excepción de algunas zonas, la mayoría de ellas también se registran en otras cuencas de Europa. Después de un inicio sin registro en el Viseense inferior DAVYDOV *et al.* (2010) reconocen las siguientes zonas para el intervalo Viseense-Bashkiriense inferior (Fig. 8.2): *Gnathodus texanus texanus*-*Paragnathodus* aff. *commutatus*, *Gnathodus girtyi girtyi*-*Paragnathodus commutatus*, *Gnathodus girtyi girtyi*-*Lochriea mononodosa*, *Lochriea nodosa*, *Cavusgnathus naviculus*, *Gnathodus bollandensis*-*Adetognathus unicornis*, *Declinognathodus noduliferus inaequalis*-*Gnathodus postbilineatus*, *Declinognathodus noduliferus*, *Idiognathoides sinuatus*-*Idiognathoides sulcatus*. Entre las zonas de *L. nodosa* y *C. naviculus* no se han encontrado conodontos, por lo que el límite superior de la primera y el inferior de la segunda no pudo ser precisado.

Uno de los cambios en la zonación que DAVYDOV *et al.* (2010) introducen respecto a los trabajos de otros autores es que la Zona de *Gnathodus postbilineatus* del Serpujoviense terminal es renombrada, incluyendo también, como taxón nominal a *Declinognathodus noduliferus inaequalis* (Fig. 8.2). Esta nueva zona, no es sino la unión de la Zona de *Gn. postbilineatus* y la Subzona de *D. noduliferus inaequalis* de la Zona de *D. noduliferus* s.l., ambas en NEMYROVSKA (1999). La Zona de *D. noduliferus* de NEMYROVSKA (1999) en la Cuenca del Donets, presenta su límite inferior con la entrada del primer *D. noduliferus* en la base de la caliza D₅⁸ superior, *D. n. inaequalis*, y no es hasta la caliza D₅⁹ en la que se registra *D. n. noduliferus* por vez primera. Por lo tanto, NEMYROVSKA (1999) reconoce el límite Misisípico-Pensilvánico en la caliza D₅⁸ superior con la entrada del primer declinognátodido. La Zona de *D. noduliferus* de NEMYROVSKA (1999) se subdivide, a su vez, en dos subzonas, (i) la Subzona de *D. noduliferus inaequalis* cuyo límite inferior viene marcado por la entrada del conodonto *D. n. inaequalis* y su límite superior por la de *D. n. noduliferus* y (ii) la Subzona de *D. noduliferus noduliferus*, cuyos límites inferior y superior se definen por la entrada de *D. n. noduliferus* e *Idiognathoides sinuatus*, respectivamente (NEMYROVSKA, 1999). DAVYDOV *et al.* (2010) al incluir la Subzona de *D. n. inaequalis* dentro de la Zona de *Gn. postbilineatus*, implican que *D. inaequalis* no puede emplearse como marcador del límite Misisípico-Pensilvánico, ni indicar la base del Bashkiriense y que para estos autores es *D. noduliferus noduliferus* el taxón que actuaría como marcador de este límite, aunque si lo comparamos con la sección de Arrow Canyon, donde se ha establecido su GSSP (LANE *et al.*, 1999), *D. inaequalis* es el primer declinognátodido del grupo *noduliferus* que marca este límite, según lo observado por SANZ-LÓPEZ *et al.* (2006), SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA (2013) y SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA en RICHARDS (2013a).

Cuenca de Moscú (Rusia)

Las zonas de conodontos para la Cuenca de Moscú, entendida como el Sinclinal de Moscú, de la Figura 8.2,

son las presentadas en el resumen de ALEKSEEV (2009), basadas a su vez, en ALEKSEEV *et al.* (2004) y definidas para las secciones históricas rusas de los estratotipos de los pisos y subpisos del Carbonífero en la parte meridional de la Cuenca de Moscú. En el Viseense inferior no hay registro de conodontos. A partir de la mitad del Tuliense (Fig. 8.2) hasta finales del Zapaltyubiense, se reconocen las zonas de *Gnathodus bilineatus*, *Lochriea nodosa*, *Lochriea ziegleri* y *Adetognathus unicornis* (REXROAD & BURTON) (ALEKSEEV, 2009). Destaca la ausencia del Serpujoviense terminal y el Bashkiriense, debido al levantamiento y erosión de la cuenca (ALEKSEEV, 2009).

Las secciones de Zaborie (KABANOV *et al.*, 2009) y Novogurovsky (GIBSHMAN *et al.*, 2009), abarcan la parte superior del Viseense superior (según el esquema cronoestratigráfico ruso) y el Serpujoviense, siendo las asociaciones de conodontos reconocidas en éstas, de especial interés para este trabajo. Un aspecto a señalar, es que gran parte de los materiales del Viseense en la sección de Zaborie, se encuentran actualmente sumergidos en el lago de la cantera en la que fue levantada (KABANOV *et al.*, 2009). Además, es interesante conocer, que la definición y división de los pisos y subpisos del Viseense y Serpujoviense en la Cuenca de Moscú no sólo se basa en las características litológicas, continuidad lateral y fósiles presentes en los distintos niveles, como mencionan GIBSHMAN *et al.* (2009), sino también en las “calizas de rizoides” de OSIPOVA & BELSKAYA (1965, 1975). Éstas son paleokarsts de pequeño tamaño que actúan como capas guía (GIBSHMAN *et al.*, 2009), siendo bastante numerosos, al igual que otros tipos de eventos de exposición subárea (KABANOV *et al.*, 2014), lo que dificulta la correlación entre las distintas secciones de esta zona. Además, muchas de estas paraconformidades, como indican KABANOV *et al.* (2014), se han empleado como límite de los distintos subpisos (p. ej.: Paraconformidad de Kholm, a techo de la Formación Mikhailov, límite superior del Mikhailoviense; GIBSHMAN *et al.*, 2009) y muchas veces también implican problemas al reconocer y correlacionar los subpisos.

Según la correlación de los subpisos rusos con los de Europa Occidental indicada en ALEKSEEV (2009) basada, a su vez, en los trabajos de MAKHLINA *et al.* (1993) y MAKHLINA (1996) (Fig. 8.2), el Asbiense se correlacionaría con el Aleksense y el Mikhailoviense con el Brigantiense inferior (Fig. 8.2). KABANOV *et al.* (2009) siguen a ALEKSEEV (2009) y equiparan el Aleksense con el Asbiense y los subpisos Mikhailoviense y Veneviense con el Brigantiense de Europa Occidental (Fig. 8.2). KABANOV *et al.* (2013) consideran que el intervalo Aleksense-Veneviense se correlacionaría con la parte superior del Warnantiense (subpiso de la escala cronoestratigráfica franco-belga) que en su totalidad se correlaciona con el Asbiense y Brigantiense de la escala cronoestratigráfica regional de Gran Bretaña e Irlanda. DAVYDOV *et al.* (2010, 2012), en su caso para la Cuenca del Donets, presentaron otra correlación ya que al comparar los rangos estratigráficos de los foraminíferos de

la Cuenca del Donets (Ucrania) con los rangos bien estudiados y conocidos de las secciones tipo del Carbonífero de Bélgica (POTY *et al.*, 2006) consideraron que, por el contrario a lo anteriormente mencionado, la base del Aleksienense debería correlacionarse provisionalmente con la base del Warnantiense y, por lo tanto, con la base del Asbiense. Ya en su trabajo de 2010, DAVYDOV y colaboradores correlacionan el Aleksienense y el Mikhailoviense con el Asbiense, y el Veneviense con el Brigantiense (Fig. 8.2). KABANOV *et al.* (2014) revisan nuevamente las asociaciones de foraminíferos de la Cuenca de Moscú con las registradas por POTY *et al.* (2006) y terminan adoptando la correlación de estos subpisos empleada en MENNING *et al.* (2006) y CÓZAR *et al.* (2014b) y, explicada posteriormente con más detalle en CÓZAR & SOMERVILLE (2014, 2015) en que el Aleksienense y gran parte del Mikhailoviense deberían correlacionarse, por lo menos provisionalmente, con el Asbiense, y la parte superior del Mikhailoviense y el Veneviense con el Brigantiense (Fig. 8.2).

El marcador tradicional del Serpujoviense y, en concreto, del subpiso Tarusiense, en la Cuenca de Moscú, es el foraminífero *Neoarchaediscus postrugosus*, el cual se registra por primera vez desde los niveles basales de la Fm Tarusa pero, actualmente, el conodonto *Lochriea zieglerei* es considerado el candidato más probable para definir el límite Viseense-Serpujoviense (RICHARDS, 2005, 2013b), cuyo FOD o FAD (según los autores) se produce en la mitad del Veneviense en esta cuenca (i.e. Cantera de Novogurovsky, GIBSHMAN *et al.*, 2009, y sección de Lan'shino, ALEKSEEV en SKOMPSKI *et al.*, 1995) (Fig. 8.2).

Los cambios en los límites de los subpisos de la Cuenca de Moscú y sus correlaciones con los de Europa Occidental dan como resultado a su vez, cambios en la edad de los primeros y últimos registros de algunos taxones de conodontos, y de las zonas tradicionalmente definidas en esta cuenca, por lo menos para el Viseense superior. Este es el caso del conodonto *Lochriea nodosa*, cuyo rango estratigráfico es bien conocido en muchas cuencas en las que se ha definido formalmente una zona de conodontos con su nombre. Como tanto a nivel local como regional, la primera presencia evolutiva se produce a una edad similar, PERRET & WEYANT (1994) consideraron que el límite inferior de la zona de *L. nodosa*, podía correlacionarse globalmente. En concreto, en Pirineos (PERRET, 1993; PERRET & WEYANT, 1994), *L. nodosa* nombra en parte a la Zona de *Paragnathodus nodosus* (*Lochriea nodosa*)-*Gnathodus bilineatus* de edad Viseense terminal-Serpujoviense (V3c-E₂) (Fig. 8.1) que estos autores correlacionan con las zonas de conodontos de *Lochriea mononodosa*, *Gnathodus girtyi collinsoni*, *Kladognathus-Gnathodus girtyi simplex* y *Gnathodus bilineatus bollandensis* de VARKER & SEVASTOPULO (1985) y HIGGINS (1985) para Gran Bretaña (Fig. 8.1), y con la zona de *Paragnathodus nodosus* de POLETAEV *et al.* (1991) para Rusia. Es importante señalar que, aunque PERRET & WEYANT (1994) incluyen las zonas de POLETAEV *et al.* (1991) como rusas, en realidad se encuentran

definidas para la Cuenca del Donets, en Ucrania y no cuentan con los datos de la Cuenca de Moscú. En el caso de Gran Bretaña, la correlación entre la suma de las zonas de conodontos desde *L. mononodosa* hasta *Gn. b. bollandensis* y la zona de *Pa. nodosus*-*Gn. bilineatus*, indicaría una edad similar, desde el Brigantiense (V3c) hasta el Arnsbergiense (E₂), y más aún si consideramos la información de DAVIES *et al.* (1993), con *L. mononodosa* y *L. nodosa* presentes desde la parte superior del Brigantiense inferior. En cambio, tanto para la Cuenca de Moscú como la Cuenca del Donets (Ucrania), la zona tendrá una edad distinta dependiendo de la correlación que se siga entre los subpisos del Esquema Unificado de la Plataforma Rusa y los de Europa Occidental. Así, en la Figura 8.2, se indican dos posibles situaciones en la Cuenca de Moscú. Siguiendo la correlación empleada en ALEKSEEV (2009), el límite inferior de la Zona de *Lochriea nodosa* se correlaciona con la parte inferior-media del Mikhailoviense que se correlacionaría según este autor con la parte media del Brigantiense inferior de Europa Occidental. En cambio, si se tiene en cuenta la correlación seguida por KABANOV *et al.* (2014), la Zona de *L. nodosa* sería mucho más antigua, y su límite inferior, aunque correlacionado con el Mikhailoviense inferior-medio, correspondería al Asbiense superior o Brigantiense inferior (Fig. 8.2), implicando una edad mucho más temprana para el límite inferior de la zona y, por lo tanto, para el primer registro evolutivo de *L. nodosa*.

Una situación similar ocurre en la Cuenca del Donets. POLETAEV *et al.* (1991) correlacionan la Zona de *Paragnathodus nodosus* (*Gnathodus girtyi girtyi*-*Paragnathodus mononodosus*) con el Brigantiense del esquema bioestratigráfico británico y con el V3c del esquema franco-belga. En este trabajo, donde los datos de conodontos provienen de LIPNYAGOV (1978) y NEMIROVSKAYA (1983), los autores señalan que *L. nodosa* se registra en el Sinclinal de Moscú en el Veneviense, mientras que en la Cuenca del Donets, se registra en la parte superior de la zona de foraminíferos de *Eostaffella proikensis*. Esta zona de foraminíferos se encuentra definida para el Aleksienense (VDOVENKO *et al.*, 1990; ALEKSEEV, 2009, entre otros) aunque POLETAEV *et al.* (1991) consideran que debido a la presencia de *L. nodosa*, estos horizontes deberían correlacionarse con el Veneviense. Este hecho implica que sería conveniente y necesaria una revisión de estos datos. DAVYDOV *et al.* (2010) dividen la Zona de *Paragnathodus nodosus* referida en POLETAEV *et al.* (1991), y consideran que la Zona de *Gn. g. girtyi*-*L. mononodosa* se define desde la base del subpiso Mezhevsiense de la Escala Regional de Ucrania, cuyo límite inferior se correlaciona con la parte media del Mikhailoviense de la escala rusa. DAVYDOV *et al.* (2010), a su vez, correlacionan el Mikhailoviense con el Asbiense medio-superior, por lo que la Zona de *Gn. g. girtyi*-*L. mononodosa* se correspondería con el Asbiense superior (Fig. 8.2). Por último, la Zona de *L. nodosa* se reconocería desde el Mezhevsiense medio, que DAVYDOV *et al.* (2010) correlacionan provisionalmente con la base del Veneviense y, por lo tanto, con la del Brigantiense (Fig. 8.2).

Al producirse estos cambios relacionados con la correlación de los subpisos del Esquema Unificado de la Plataforma Rusa y los de Europa Occidental, se puede observar como algunas zonas de conodontos del Viseense superior que tradicionalmente podían correlacionarse a nivel global (como por ejemplo en el trabajo de PERRET & WEYANT, 1994), en Europa Oriental presentan una edad mucho más antigua que en Europa Occidental. Para la Cuenca de Moscú, un último hecho a destacar es que en la Cantera de Novogurovsky, en la que se encuentra de forma más completa la sucesión del Viseense, GIBSHMAN *et al.* (2009) señalan que los datos de conodontos en ese trabajo se basan en un muestreo preliminar en el que se tomaron más de 100 muestras de 100-200 g cada una, que en total supusieron unos 29 kg y unos 1740 elementos conodontales. Estos valores sugieren que el número de muestras, el escaso peso de las mismas, así como la cantidad de elementos conodontales obtenidos de ellas, son insuficientes para delimitar de forma precisa las zonas de conodontos del Viseense, de forma que todavía puedan existir variaciones en estos límites. KABANOV *et al.* (2014) mencionan más datos de conodontos para la parte viseense de la sucesión carbonífera de esta cuenca. Entre ellos señalan que en el Sondeo 42 de la Cuenca de Moscú, se obtuvieron más elementos conodontales de edad Aleksienense, donde destaca la presencia de *L. commutata* y *Gn. bilineatus* pero no mencionan ningún registro de *L. nodosa* en el Mikhailoviense ni en el Veneviense de esta cuenca, donde se desconoce este taxón hasta su primer registro en el Tarusiense (Cantera de Zaborie, KABANOV *et al.*, 2009). Únicamente MAKHLINA *et al.* (1993) registran *L. nodosa* desde mitad del Mikhailoviense en el Sondeo 3488 del Anticlinal de Voronezh, al sur de la Cuenca de Moscú.

Urales Meridionales (Rusia)

Las zonas de conodontos de la Figura 8.2 para los Urales Meridionales se basan en los trabajos realizados en las secciones de Verkhnyaya Kardailovka, de facies profundas, y en las secciones de Khudolaz y Bolshoi Kizil, de facies someras (KULAGINA *et al.*, 1992, 2011; NIKOLAEVA *et al.*, 2009). La sección de Verkhnyaya Kardailovka es en la actualidad una de las 2 posibles secciones candidatas para estratotipo del límite Viseense-Serpujoviense (RICHARDS, 2013b; RICHARDS & TASK GROUP, 2013).

En la sección de Verkhnyaya Kardailovka la sucesión del Viseense inferior-Moscoviense aflora de forma más o menos continua. Cabe destacar que dentro de la sucesión, el Viseense superior-Serpujoviense es de facies condensadas y profundas (NIKOLAEVA *et al.*, 2009). NIKOLAEVA *et al.* (2009) se centraron fundamentalmente en el estudio de las asociaciones de ammonoideos (goniatites), foraminíferos y conodontos de la parte del Viseense superior-Serpujoviense de la sección, para realizar un estudio bioestratigráfico detallado de los materiales de esta edad ya que la mayoría de los estudios previos se habían centrado en depósitos del Serpujoviense superior y Bashkiriense (p. ej.: KULAGINA *et al.*, 1992). Los subpisos regionales del esquema unificado para la Subregión de

los Urales Orientales fueron tradicionalmente definidos a partir de foraminíferos y braquiópodos (NIKOLAEVA *et al.*, 2009). Sin embargo, los materiales del Viseense superior presentan un registro de conodontos como el reconocido en la Cuenca de Moscú lo que permite su correlación con los subpisos del esquema unificado de la Plataforma Rusa. Debido a esto, NIKOLAEVA *et al.* (2009) consideran más práctico el empleo de los subpisos del esquema de la Plataforma Rusa para materiales de esta edad en esta sección (Fig. 8.2). En cambio, para el Serpujoviense emplean los subpisos regionales definidos y aceptados en el esquema unificado de la Subregión de los Urales Orientales, el Kosogoriense (=Sunturiense), Khudolaciense y Chernyshevkiense.

Un problema existente en la sección de Verkhnyaya Kardailovka es que no han podido definirse los límites de los subpisos del Viseense superior: Aleksienense, Mikhailoviense y Veneviense. El registro del foraminífero *Asteroarchaediscus parvus* (RAUSER-CHERNOUSOVA) en la capa 21.9-10, es el único dato de foraminíferos que les permite a NIKOLAEVA *et al.* (2009) reconocer el Viseense superior para esta parte de la sección, ya que en la Cuenca de Moscú se registra desde la parte superior del Mikhailoviense. Para el Serpujoviense, la presencia de *Eolasiiodiscus muradymicus* KULAGINA a 1,4 m de la base de la capa 22a les permite reconocer la Zona de *Eolasiiodiscus donbassicus* para NIKOLAEVA *et al.* (2009) o Zona de *Janischewskina delicata*-*Eolasiiodiscus donbassicus* para KULAGINA *et al.* (2011). Esta zona se encuentra aceptada para la región oriental de los Urales como primera zona de foraminíferos del Serpujoviense. Entre ambos registros hay 2,48 m en los que no se ha encontrado ningún foraminífero que sea marcador del límite Viseense-Serpujoviense. Con el registro de ammonoideos NIKOLAEVA *et al.* (2009) y NIKOLAEVA (2013a, b) tampoco pueden definir los límites de los subpisos del Viseense superior, ni del límite Viseense-Serpujoviense. Como mencionan estos autores, las asociaciones de ammonoideos a nivel específico son típicas de los Urales Meridionales pero distintas de las de Europa Occidental, el norte de África y Norteamérica aunque a nivel genérico son similares. La parte basal de la sección contiene ammonoideos de la Genozona de *Beyrichoceras-Goniatites* pero como se caracterizan por taxones endémicos que no han sido descritos fuera de esta región, no pueden realizar correlaciones precisas con otras cuencas, aunque consideran que este nivel podría correlacionarse con la parte superior del Asbiense y parte basal del Brigantiense. La siguiente asociación de ammonoideos pertenece a la Zona *Hypergoniatites-Ferganoceras* (=Nm1a) y se reconoce a 1 m por encima de la muestra 2711 en la Zanja 3. Entre los goniatitidos presentes, el registro de *Neogoniatites* permite a NIKOLAEVA *et al.* (2009) correlacionar parte de la capa 21 con el Brigantiense superior de Europa Occidental. La primera zona que se identifica para el Serpujoviense es la Genozona de *Uralopronites-Cravenoceras*. Esta zona se reconoce desde la muestra 012/3 (Capa 22a.2, Zanja 4; subpiso Kosogoriense), con la presencia de *Dombarites*

(NIKOLAEVA *et al.*, 2009; NIKOLAEVA, 2013a, b). La muestra 012/3 se localiza a 1,2 m por encima del último registro de los ammonoideos de la Genozona de *Hypergoniatites-Ferganoceras* (muestra 015; capa 21.9-10). Entre ambas muestras hay 2 m que, según NIKOLAEVA *et al.* (2009) y NIKOLAEVA (2013a, b), no hay registro de ammonoideos, hecho que no les permitió determinar de forma precisa el límite Viseense-Serpujoviense.

En cuanto a los conodontos, la parte de la sucesión estudiada por NIKOLAEVA *et al.* (2009) y NIKOLAEVA (2013a, b) comienza en la capa 18, donde reconocen la Zona de conodontos de *Gnathodus texanus* que asignan al Tuliense, pero no pueden establecer un límite superior para la misma ya que el resto de zonas de conodontos fueron reconocidas en zanjas y calicatas (Fig. 8.2). Por esta razón, también se desconoce el límite inferior de la siguiente zona de conodontos, la Zona de *Gnathodus austini*, la cual se reconoce en la Capa 19.1, en la Zanja 2. La siguiente zona, la Zona de *Gnathodus bilineatus*, se identifica para el intervalo de las Capas 19.4 a 21.5, en función del primer registro de *Gn. bilineatus bilineatus* (Fig. 8.2). La zona suprayacente es la de *Lochriea mononodosa* (Capas 21.5-21.9) seguida de la Zona de *Lochriea nodosa* (Capas 21.9-21.12) (Fig. 8.2). El registro de *L. mononodosa* y *L. nodosa*, podría ser indicativo del Veneviense para NIKOLAEVA *et al.* (2009), aunque en su Figura 2, sólo asignan con dudas la Zona de *L. nodosa* al Veneviense. En la Capa 22a.1 (muestra 013), se produce el FAD de *Lochriea ziegleri*; marcador potencial del límite Viseense-Serpujoviense (SKOMSPKI *et al.*, 1995; RICHARDS, 2005; 2013b, entre otros). *Lochriea ziegleri* es el taxón nominal de la zona de conodontos que abarca desde la Capa 22a.1, que se correlaciona con el Kosogoriense, hasta la mitad de la Capa 24 (muestra 2733), que se correlaciona aproximadamente con la mitad del Khudolaciense, en donde se registra *Gnathodus bilineatus bollandensis*.

Otras secciones estudiadas en los Urales Meridionales, son las secciones de Bolzhoi Kizil y Khudolaz, que se localizan al norte de la sección de Verkhnyaya Kardailovka (KULAGINA *et al.*, 2009, 2011). Estas secciones representan los afloramientos más significativos de la Formación Kizil cuyos materiales abarcan desde el Viseense superior hasta el Bashkiriense, inclusive (KULAGINA *et al.*, 2009; 2011).

En las secciones de Bolshoi Kizil y Khudolaz, sólo se aportan datos bioestratigráficamente significativos de foraminíferos para el intervalo Viseense superior-Serpujoviense (KULAGINA *et al.*, 2009, 2011), mientras que para el intervalo Serpujoviense terminal-Bashkiriense, en la sección de Bolshoi-Kizil se cuenta tanto con datos de foraminíferos como de conodontos (KULAGINA *et al.*, 2009). En esta última sección la base del Serpujoviense (Sunturiense) viene marcada por el FAD de *Janischewskina delicata* (MALAKHOVA), *Eolasioidiscus donbassicus* REITLINGER y *Neoarchaediscus postrugosus* (RAUSER-CHAEKNOUSOVA)

en la capa 7 del Afloramiento 4 (muestra 015). No es hasta la parte terminal del Serpujoviense (subpiso Chernyshevkiense terminal) del Afloramiento 1 (capa 2), en la que se registran los primeros conodontos. La presencia de *Gnathodus bilineatus bollandensis* junto con *Gnathodus bilineatus bilineatus*, *Lochriea nodosa* y *L. ziegleri*, permite a KULAGINA *et al.* (2009) reconocer la Zona de *Gnathodus bilineatus bollandensis* (Fig. 8.2). Aunque estos autores registran *Gnathodus postbilineatus*, este registro no se produce hasta la capa 6 del Afloramiento 1, en el Bogdanoviense inferior (horizonte inferior del Subpiso Syuraniense del Bashkiriense), ya dentro del Bashkiriense, por lo que no se puede reconocer una Zona de *Gn. postbilineatus* como en otras cuencas. KULAGINA *et al.* (2009) correlacionan el subpiso Chernyshevkiense con el Zapaltyubiense de la Cuenca del Donets y con el Arnsbergiense de las cuencas franco-belgas.

El límite Misisípico-Pensilvánico es definido por el registro de la subespecie, según KULAGINA *et al.* (2009), *Declinognathodus noduliferus inaequalis*, que se registra en la capa 3 del Afloramiento 1 (Bogdanoviense). *Declinognathodus n. noduliferus* no está documentado hasta la capa 5. La presencia de *D. noduliferus* les permite definir a estos autores la Zona de *Declinognathodus noduliferus* (Fig. 8.2) que, a su vez, dividen en dos subzonas. La Subzona inferior de la Zona de *D. noduliferus* coincide con los cambios en las asociaciones de foraminíferos y el primer registro de *Plectostaffella varvariensis* (BRAZHNIKOVA & POTIEVSKAYA) que es el taxón nominal de la Zona de *P. varvariensis* (Bogdanoviense inferior) según KULAGINA *et al.* (2009) y que se registra junto con *D. n. inaequalis*. Estos autores correlacionan esta zona de foraminíferos y subzona de conodontos con el Voznesseniense inferior de la Cuenca del Donets y el Chokieriense de las cuencas franco-belgas. La Subzona superior de la Zona de *D. noduliferus* se definió por la desaparición de los géneros *Gnathodus* y *Lochriea* y por el primer registro de *Declinognathodus lateralis* (KULAGINA *et al.*, 2009). Esta subzona se reconoce en las capas 9-10 del Afloramiento 1, correspondiéndose además con la parte inferior de la Zona de foraminíferos de *Plectostaffella bogdanovkensis-Semistaffella minuscularia* (Bogdanoviense superior).

Aunque en la sección de Bolshoi-Kizil se registran conodontos a partir del Serpujoviense terminal, no hay registro de conodontos en el Viseense superior y gran parte del Serpujoviense, por lo que las zonas de conodontos reconocidas para este intervalo en los Urales Meridionales, son las definidas para la sección de Verkhnyaya Kardailovka.

En el análisis bioestratigráfico de las asociaciones de conodontos de la Meseta Central y la Cuenca de Tindouf que se expone en el apartado 8.4 se ha optado por emplear la zonación de conodontos definida por VARKER & SEVASTOPULO (1985) y HIGGINS (1975, 1985), por corresponderse con las asociaciones de conodontos más similares respecto de las zonas estudiadas en el presente trabajo. En el caso del esquema de HIGGINS (1975, 1985), éste se

encuentra definido en la Cuenca de Craven y, en concreto para el intervalo de tiempo tratado en este estudio (Visense superior-Bashkiriense), cuenta con el control bioestratigráfico de los ammonioideos y una buena correlación con los pisos y subpisos de Europa Occidental.

8.3.- Problemas existentes en la correlación de los subpisos de Europa Occidental Brigantiense-Arnsbergiense entre las facies profundas de la Cuenca de Craven y las facies someras del Bloque de Askrigg, Stainmore Trough, Bloque de Alston y Northumberland Trough (norte de Inglaterra)

CÓZAR *et al.* (2008a, 2011) dataron la sucesión carbonífera de la región de Adarouch a partir de las asociaciones de foraminíferos comparándolas, fundamentalmente, con las asociaciones de foraminíferos de las facies someras del norte de Inglaterra. Estas últimas facies someras se registran en los bloques de Alston y en Northumberland Trough y Stainmore Trough (CÓZAR & SOMERVILLE, 2015). Las cuencas y surcos son sucesiones potentes de lutitas y pizarras con niveles pequeños de calizas intercalados, mientras que los bloques se caracterizan por sucesiones ciclótémicas de facies de tipo Yoredale que presentan niveles poco potentes de calizas de facies marinas someras, seguidos de lutitas y pizarras sobre las que hay niveles de areniscas. En ocasiones se desarrollan niveles poco potentes de carbón a techo de los ciclótemas. Los ciclótemas se encuentran bien desarrollados en toda la zona menos en la Cuenca de Craven. Esta cuenca también se localiza en el norte de Inglaterra, al oeste y sur de los bloques y surcos correspondientes a las facies someras. En la Cuenca de Craven la sedimentación es de aguas profundas y en ella se registran la mayoría de los marcadores bioestratigráficos de las zonas y subzonas de ammonioideos empleadas en Gran Bretaña y donde HIGGINS (1975, 1985) y METCALFE (1981) definieron las zonas de conodontos para el intervalo del Tournaisiense-Namuriense A (Pennines del centro y del sur y Craven Lowlands).

En el norte de Inglaterra las rocas del Misisípico superior, desde el Miembro Scar Limestone hasta el Miembro Grindstone Limestone, se encuentran referidas a los pisos y subpisos del esquema cronoestratigráfico regional de Europa Occidental. La mayoría de los subpisos están definidos en Inglaterra (i.e. Asbiense, Brigantiense, Pendleense), mientras que el Arnsbergiense y el Chokieriense lo están en Alemania y Bélgica, respectivamente. Sus límites y extensión se basan fundamentalmente en la distribución de los ammonioideos y en el esquema zonal desarrollado a partir de ellos. Así, la base del Brigantiense superior se define por la primera presencia de *Lusitanoceras granosus* (PORTLOCK) (Zona P_{2a}), la del Pendleense por la de *Cravenoceras leion* BISAT y *Eumorphoceras medusa* YATES (E_{1a}), la del Arnsbergiense por *Cravenoceras cowlingsense* BISAT

(E_{2a}) y la del Chokieriense por la de *Isohomoceras subglobosum* (BISAT) (H_{1a}) (ver, entre otros trabajos, BISAT, 1924, 1928, 1930; RAMSBOTTOM *et al.*, 1978 y resúmenes en WATERS *et al.* (2011). Debido a la rápida evolución de los ammonioideos, estas zonas se subdividieron en numerosas subzonas y bandas marinas.

GEORGE *et al.* (1976) y RAMSBOTTOM *et al.* (1978) propusieron la primera correlación entre los distintos materiales del Carbonífero de las Islas Británicas. Se basaron en las características litoestratigráficas de las rocas, así como en los registros bioestratigráficamente significativos de distintos grupos fósiles. Aunque fundamentalmente se basaron en el esquema de zonas de ammonioideos, también contaron con datos de miosporas, corales rugosos, braquiópodos y bivalvos. Gran parte de la información obtenida a partir de la distribución de los ammonioideos proviene de la parte norte de la Cuenca de Craven. El problema existente radica, como señalan CÓZAR & SOMERVILLE (2014, 2015), en que en las facies someras de los bloques y surcos el registro de ammonioideos es muy escaso, especialmente de los taxones que actúan como marcadores bioestratigráficos (ver registros detallados de todos los afloramientos de ammonioideos en el norte de Inglaterra en el fichero electrónico de WATERS & CONDON, 2012). Además, destacan el hecho de que las correlaciones entre los niveles de calizas entre la Cuenca de Craven y los bloques y surcos se basan en la posición relativa de estos niveles calcáreos respecto de las areniscas y niveles de carbón, así como de extrapolaciones a larga distancia entre niveles datados en la Cuenca de Craven o del sur de Askrigg con el resto.

Otros grupos fósiles que se puede emplear para realizar correlaciones entre las facies someras y profundas del norte de Inglaterra son los conodontos y los foraminíferos. Lamentablemente, los trabajos de conodontos en los bloques de Askrigg, Alston y en Northumberland Trough son muy escasos (JOHNSON, 1959; VARKER, 1967, 1968; VARKER & SEVASTOPULO, 1985; DAVIES *et al.*, 1993; VARKER en SKOMPSKI *et al.*, 1995; HIGGINS en JOHNSON & NUDDS, 1996). En cuanto a los foraminíferos, hasta hace relativamente poco tiempo no se contaban con estudios detallados en las facies someras del norte de Inglaterra, más allá de trabajos clásicos como los de HALLETT (1971) o CONIL *et al.* (1980). CÓZAR & SOMERVILLE (2004, 2014, 2015) y STEPHENSON *et al.* (2010), estudiaron los niveles de calizas de la base de varios ciclótemas que abarcan desde el Asbiense (Gordale Limestone) hasta el Kinderscoutiense basal (Whitehouse Limestone). CÓZAR & SOMERVILLE (2014, 2015), contando con datos de foraminíferos nuevos y previos de los bloques de Askrigg, Alston y de Northumberland y Stainmore Trough, realizaron una comparación con las asociaciones de foraminíferos de facies someras de Plataforma Rusa cuyas asociaciones están estudiadas en detalle y correlacionaron los materiales de estas facies someras con el esquema cronoestratigráfico de la Plataforma Rusa.

El Serpujoviense fue definido por NIKITIN (1890) al sur de la Cuenca de Moscú (Rusia), y su lectoestratotipo se localiza en la Cantera de Zaborie y está representado por los subpisos Tarusiense, Stesheviense y Protviense. Al norte de la cuenca, FOMINA (1977) describió las capas de Pestovo suprayacentes al Protviense, pero debido a ser pizarras muy poco fosilíferas, los subpisos más jóvenes del Serpujoviense, el Zapaltyubiense y Vozneseniense, se seleccionaron de su paraestratotipo en la Cuenca del Donets (Ucrania) (CÓZAR & SOMERVILLE 2014, 2015). El Vozneseniense es considerado en la actualidad un subpiso del Bashkiriense por la presencia del conodonto *Declinognathodus noduliferus*, el marcador bioestratigráfico del Pensilvánico.

En cuanto a las correlaciones entre los pisos y subpisos rusos y los del norte de Inglaterra, como mencionan CÓZAR & SOMERVILLE (2014), la base del Pendleense se correlacionaba tradicionalmente con la base del Tarusiense (según AIZENVERG *et al.*, 1979a, VDOVENKO, 2001, DAVYDOV *et al.*, 2010, entre otros, Fig. 8.3), mientras que la posición del límite E₁-E₂ es más controvertida, algunos autores la correlacionaron con el límite Serpujoviense inferior-superior y otros consideran que se encuentra dentro del Serpujoviense superior según el esquema cronoestratigráfico ruso (Fig. 8.3). El límite superior del Serpujoviense ha sido más estudiado y se puede correlacionar gracias a la presencia del conodonto *Declinognathodus noduliferus*, que es el marcador bioestratigráfico de este límite a nivel global (Fig. 8.3). En cuanto al límite Viseense-Serpujoviense, como ya se ha mencionado, actualmente se evalúa el potencial como marcador bioestratigráfico del conodonto *Lochriea zieglerei* NEMIROVSKAYA, PERRET & MEISCHNER (ver, por ejemplo, RICHARDS, 2013b; RICHARDS & TASK GROUP, 2013).

CÓZAR & SOMERVILLE (2014, 2015) al comparar las asociaciones de foraminíferos de los bloques y surcos con las de la Plataforma Rusa, observaron la existencia de unos desfases entre los límites de los pisos y subpisos de Europa Occidental y los del esquema cronoestratigráfico de la Plataforma Rusa. Por último, CÓZAR & SOMERVILLE (2014, 2015) señalan que el esquema litoestratigráfico estándar del norte de Inglaterra (formaciones, miembros y sus edades atribuidas; DEAN *et al.* 2011) se basa en nombres locales de Stainmore Trough, el Bloque de Alston y Northumberland Trough y no de la Cuenca de Craven.

Límite Viseense-Serpujoviense

En Inglaterra, *Lochriea zieglerei*, marcador potencial del límite Viseense-Serpujoviense se localiza en los niveles inferiores de la caliza Middle Limestone del Bloque de Askrigg, de edad Brigantiense (VARKER en SKOMSPKI *et al.* 1995, SEVASTOPULO & BARHAM, 2014). En la Cuenca de Moscú y en los Urales, *L. zieglerei* está presente en la parte terminal del Viseense (Veneviense medio; ALEKSEEV en SKOMSPKI *et al.*, 1995; GIBSHMAN *et al.*, 2009; KABANOV *et al.*, 2009, 2014; Fig. 8.2) o en

el propio límite (Kosogoriense; Urales Meridionales; NIKOLAEVA *et al.*, 2009; Fig. 8.2), respectivamente. Esto implica que en el norte de Inglaterra, este primer registro sería significativamente más temprano que en el resto de las secciones. Como indican CÓZAR & SOMERVILLE (2015), el techo de la Middle Limestone se suele correlacionar con el techo de la Scar Limestone en el Bloque de Alston (RAMSBOTTOM, 1974) (Fig. 8.3) y como en las pizarras suprayacentes a la Scar y Middle Limestone se registran el conodonto *Lochriea monodonta* (RHODES, AUSTIN & DRUCE) y el ammonoideo *Lusitanoceras granosus*, DUNHAM (1990) y JOHNSON & NUDDS (1996) consideraron su base como Brigantiense superior (P₂). Según RAMSBOTTOM (1974), la Middle Limestone se divide lateralmente en las calizas Single Post, Cockleshell y Scar Limestone en Stainmore Trough y el Bloque de Alston. Tradicionalmente, la Single Post Limestone y la Cockleshell Limestone han sido consideradas como Brigantiense inferior por lo que SEVASTOPULO & BARHAM (2014) interpretaron que la primera presencia de *L. zieglerei* en el norte de Inglaterra se producía en la parte media del Brigantiense, llegando posiblemente hasta la Subzona de ammonoideos P_{1c}. Según CÓZAR & SOMERVILLE (2015), si las observaciones de campo se correspondiesen con esta suposición, entonces la base de la Middle Limestone debería de correlacionarse con la base de la Single Post Limestone, pero si la base de la Middle Limestone se considera Brigantiense superior en el Bloque de Askrigg, la base de la Single Post en el Bloque de Alston y Stainmore Trough también debería ser consideradas como Brigantiense superior aunque no se hayan registrado marcadores bioestratigráficos (CÓZAR & SOMERVILLE, 2004). Independientemente, CÓZAR & SOMERVILLE (2015) indican que la relación entre la Single Post Limestone y la Scar Limestone es cuestionable, ya que en el Sondeo de Rookhope, la Single Post Limestone se encuentra sólo 5 m por encima de la Tyne Bottom Limestone (que en el Bloque de Alston es la que se encuentra inmediatamente por debajo de la Single Post) y a más de 20 m por debajo de la Scar Limestone (CÓZAR & SOMERVILLE, 2015; Fig. 8.3). Basándose en lo anterior, CÓZAR & SOMERVILLE (2015) observan que la primera presencia de *L. zieglerei* en el Brigantiense inferior se basa en correlaciones indirectas entre el Bloque de Askrigg y Stainmore Trough.

En cuanto a los foraminíferos, CÓZAR & SOMERVILLE (2004) no obtuvieron datos bioestratigráficos significativos de la Single Post Limestone, mientras que en la Scar Limestone en el Bloque de Alston identifican *Neoarchaediscus postrugosus* (REITLINGER), tradicionalmente empleado como el marcador bioestratigráfico de la base del Serpujoviense en la Cuenca de Moscú (p. ej. GIBSHMAN, 2001, 2003; ALEKSEEV *et al.*, 2004; KABANOV *et al.*, 2014) y lo hacen desde la base de esta caliza. Junto a este taxón reconocen también los foraminíferos *Paramillerella tortula* (ZELLER), *Loeblichia ukrainica* (BRAZHNIKOVA), *Biserialia parva* (CHERNYSHEVA), *Howchinia subplana* (BRAZHNIKOVA & YARTSEVA), *Cepekia* spp., *Haplophrag-*

Cuenca de Craven				Esquema unificado de la Plataforma Rusa			Norte de Inglaterra (Askrigg, Alston & Stainmore)						
Misisípico (p.p.)		Namuriense		C	Yeadoniense	G1	Bashkiriense inferior	Prikamiense		Whitehouse Lst.	Subpisos europeos formalmente asignados		
								Severokeltmiense					
Viseense (p.p.) superior		B	Marsdeniense	R2	Krasnopolyaniense			Voznesseniense					
			Kinderscoutiense	R1	Zapaltyubiense			Lower Fell Top Lst.		?Upper Fell Top Lst.	H	Chok/Alpor	
		A	Alportiense	H2	Protviense			Rookhope Shell Band		E2	Arnsbergiense		
			Chokieriense	H1	Stesheviense			Mb Great Lst. Mb Four Fathom Lst. Mb Three Yard Lst.		E1	Pendleience		
		Arnsbergiense	E2	Tarusiense		Mb Five Yard Lst. Mb Scar Lst.		P2	superior				
		Pendleience	E1	Veneviense		? Single Post Lst. Mb Tyne Bottom Lst.		inferior					
				Brigantiense	sup.	P2	Mikhailoviense		Brigantiense				
		inf.	P1		Aleksiense								
		Viseense (p.p.) inferior		Asbiense	sup.	B2							
					inf.	B1							

Figura 8.3.- Desfase entre los subpisos de Europa Occidental en la Cuenca de Craven, basados en ammonoideos, y el resto del norte de Inglaterra, basados en foraminíferos, respecto de los pisos internacionales y de los subpisos del esquema cronoestratigráfico unificado de la Plataforma Rusa. 1. Límite Viseense-Serpujoviense en sentido tradicional y formalmente propuesto. 2. Nueva propuesta de límite Viseense-Serpujoviense estudiada por la ICCS. Alpor.: Alportiense, Chok: Chokieriense, inf.: inferior, Lst.: Limestone, Mb.: miembro, sup.: superior. (Tomado de CÓZAR & SOMERVILLE, 2015).

mina beschevensis (BRAZHNIKOVA) y *Neoarchaediscus parvus* (RAUSER-CHERNOUSOVA) (= *Asteroarchaediscus* auct.), también empleados para el reconocimiento de este límite (AIZENVERG *et al.*, 1979a, b, VDOVENKO *et al.*, 1990; REITLINGER *et al.*, 1996; GIBSHMAN, 2001, 2003; GIBSHMAN *et al.*, 2009. En función de esta asociación, CÓZAR & SOMERVILLE (2015) correlacionan al Miembro de Scar Limestone con el Tarusiense de la Plataforma Rusa (Fig. 8.3) y, por tanto, con la base del Serpujoviense en el sentido tradicional. Esta correlación podría implicar que *L. ziegleri* pudiera estar presente desde la Single Post Limestone en Stainmore Trough y el Bloque de Alston. Este hecho es en parte compatible con el registro de *L. ziegleri* en la parte inferior de la Middle Limestone en el Bloque de Askrigg como indican SEVASTOPULO & BARHAM (2014), aunque de momento no existen datos que confirmen esta hipótesis.

Límite Tarusiense-Stesheviense

Las asociaciones de foraminíferos reconocidas en el Miembro de Five Yard Limestone por CÓZAR & SOMERVILLE (2015) son similares a las del Miembro de Scar Limestone, por lo que también fue correlacionada con el Tarusiense (Fig. 8.3).

En el Miembro Three Yard Limestone y, posiblemente en sus equivalentes laterales, CÓZAR & SOMERVILLE (2015) registran *Eostaffellina decurta* (RAUSER-CHERNOUSOVA), considerada el marcador de la base del Stesheviense (GIBSHMAN, 2003).

En el Miembro Four Fathom Limestone se registraron en diferentes localidades del Bloque de Alston ejemplares de *Eosigmoilina* y *Brenckleina* en función de lo cual, CÓZAR & SOMERVILLE (2014, 2015) consideran que el Mb Four Fathom Limestone puede asignarse a la parte superior del Stesheviense (Fig. 8.3), lo que implica que la base de este subpiso se encuentra en el Mb Three Yard Limestone (Fig. 8.3), como es sugerido por la presencia de *Eostaffellina decurta*.

Límite Serpujoviense inferior-superior

En la Crag Limestone destaca la presencia de *Eostaffellina protvae* (RAUSER) que suele considerarse de forma general, un buen marcador del Protviense y, por lo tanto, de la base del Serpujoviense superior (AIZENVERG *et al.*, 1979a; VDOVENKO *et al.*, 1990; REITLINGER *et al.*, 1996; GIBSHMAN, 2001, 2003). En esta misma caliza también está presente *Archaediscus* en estado *te-*

nuis, así como un registro abundante de *Brenckleina*, *Eosigmoilina* y de varias especies de *Eostaffellina* que, junto con el registro de *E. protvae*, permitió asignar la Crag Limestone al Protviense correlacionándose su base con la base del Serpujoviense superior (CÓZAR & SOMERVILLE, 2015) (Fig. 8.3).

Límite Protviense-Zapaltyubiense

En la Rookhope Shell Band se identifican diversas especies de *Eostaffellina* y *Eosigmoilina*, que son bastante comunes, y numerosas especies de *Plectostaffella*, como *P. ignorabilis* RUMJANZEVA, *P. jakhensis*, *P. mira* (RAUSER), *P. reitlingerae* GROVES, *P. seslavica* RUMJANZEVA, *P. varvariensisformis tenuissima* BRAZHNIKOVA & VDOVENKO y *P. varvariensis* (CÓZAR & SOMERVILLE, 2015). La mayoría de las especies de este último género se han asignado al subpiso Zapaltyubiense del Serpujoviense superior o al Bashkiriense (ver referencias en CÓZAR & SOMERVILLE, 2015). Las tres especies de *Plectostaffella* con mayor importancia bioestratigráfica son, *P. jakhensis* REITLINGER, *P. varvariensis* (BRAZHNIKOVA & POTIEVSKAYA) y *P. bogdanovkensis* REITLINGER. Existen discrepancias bioestratigráficas sobre la primera presencia de cada una de ellas, aunque el intervalo de tiempo en el que ocurren por vez primera, Serpujoviense superior-Bashkiriense, es consistente entre los distintos trabajos y la abundancia de especies de *Plectostaffella* y la presencia de *P. jakhensis* y *P. varvariensis* sugerirían que la caliza Rookhope Shell Band podría ser asignada al Zapaltyubiense, subpiso que se correlaciona con las zonas de ammonoideos E_{2b}-E_{2c} (NIKOLAEVA, 2013a, b) y que esta caliza, al menos, podría equivaler al E_{2b} (CÓZAR & SOMERVILLE, 2015).

Límite Serpujoviense-Bashkiriense

CÓZAR & SOMERVILLE (2015) consideran que las calizas Lower Fell Top, Upper Fell Top y Grindstone, podrían incluir la parte de la sucesión carbonífera que falta según el modelo glacioeustático de RAMSBOTTOM (1977).

En la caliza Upper Fell Top, en el sondeo de Rowlands Gill, se registra la primera presencia de *Eostaffellina characteris* REITLINGER, *Bradyina* aff. *sphaeroidea* e *Insolentithea horrida* (BRAZHNIKOVA) y *Globivalvulina* con una pared bien diferenciada. *Eostaffellina characteris* es la única especie del género con chomata (VAN GINKEL, 2010) y fue descrita en materiales del Serpujoviense terminal, en concreto en las capas de Pestovo en la Cuenca de Moscú (FOMINA, 1977; REITLINGER & MEL'NIKOVA, 1977). Según CÓZAR & SOMERVILLE (2015), algunas formas de *E. characteris* parecen haber evolucionado a una nueva especie *Eostaffellina?* sp. A con chomatas mejor desarrollados que los de *E. characteris* y en las que se diferencia una pared trilaminar poco desarrollada en algunas partes de la concha. Estos caracteres morfológicos típicos de fusulínidos con chomatas grandes y una capa trilaminar tales como *Pseudostaffella* o *Varistaffella*, son característicos de es-

pecímenes del Bashkiriense inferior. Además, la presencia de *Plectostaffella bogdanovkensis* es posible en estos niveles. Esta última especie suele ser representativa del Bashkiriense en los Urales, donde define una zona de foraminíferos (KULAGINA *et al.* 2009) y en la Plataforma Rusa, VDOVENKO *et al.* (1990) y REITLINGER *et al.* (1996) la consideran como uno de los marcadores del Bashkiriense. Sólo AIZENVERG *et al.* (1983) consideran que *P. bogdanovkensis* está presente desde la parte superior del Zapaltyubiense en la Cuenca de Donets.

La caliza de Killhopelaw Sike (Bloque de Alston) es más moderna que la Crag Limestone según WHITEBREAD (2008) y DUNHAM (1990) la correlacionó con la Lower Fell Top Limestone por la presencia de unas facies oncoidales con *Girvanella*. Para CÓZAR & SOMERVILLE (2015), por el contrario, la asociación de foraminíferos es más similar a la de la Upper Fell Top Limestone y resaltan la presencia de *Seminovella elegantula* RAUSER-CHERNOUSOVA y *Plectostaffella serpuchovia* RUMJANZEVA. *Seminovella elegantula* es el taxón índice del Bashkiriense en Ucrania (EINOR *et al.*, 1979; VACHARD & MASLO, 1996), Rusia (EINOR, 1996) y en Europa Occidental (CONIL *et al.*, 1991). En cambio, en Tien Shan KULAGINA *et al.* (1992) lo registran en niveles equivalentes al Zapaltyubiense.

La Grindstone Limestone equivale lateralmente a la Botany Limestone en el norte de la zona de Stainmore Trough (MILLS & HULL, 1976). En esta caliza, CÓZAR & SOMERVILLE (2015) destacan la presencia de *Seminovella elegantula*. En la Botany Limestone también se registra el foraminífero *Loeblichia minima*, que es uno de los taxones índice del Zapaltyubiense (CÓZAR & SOMERVILLE, 2015).

En función de estos datos, CÓZAR & SOMERVILLE (2015) señalan que si se realiza una aproximación más conservadora, las calizas de Lower Fell Top, Upper Fell Top y Botany/Grindstone pueden adscribirse al Zapaltyubiense. En este caso, se asumiría que los registros más antiguos de estos taxones en Rusia y Ucrania equivaldrían a los del norte de Inglaterra, asumiéndose también que se produce una migración sincrónica desde Europa Oriental y Asia cuando se conoce que, de forma generalizada, la mayoría de las faunas de foraminíferos migran desde estas zonas hacia Europa Occidental. Esta situación no sería muy plausible según CÓZAR & SOMERVILLE (2015).

Según CÓZAR & SOMERVILLE (2015), las formas de *Globivalvulina* con pared engrosada, *Seminovella*, *Plectostaffella bogdanovkensis* y *P. varvariensis* sólo se registran en el Bashkiriense en los esquemas bioestratigráficos de Europa Occidental (ver CONIL *et al.*, 1980; 1991, LALOUX, 1988; CÓZAR *et al.*, 2014a). En el caso de *Seminovella*, este hecho cobra mayor relevancia porque únicamente en Tien Shan (Uzbekistán), su primer registro se produce en el Zapaltyubiense superior, mientras que en los Urales, Ucrania y Europa Oc-

cidental lo hace en el Bashkiriense, como cabría esperar si se considera el modelo de migración ampliamente aceptado desde Europa Oriental y Asia hacia Europa Occidental. Además, CÓZAR & SOMERVILLE (2015) indican que una especie similar a *Eostaffellina?* sp. A fue reconocida como una forma transicional a *Pseudostaffella* por CÓZAR *et al.* (2014a), en el Bashkiriense de la Cuenca de Tindouf (Marruecos). En este segundo escenario, más probable para CÓZAR & SOMERVILLE (2015), la base del Bashkiriense podría localizarse en la Upper Fell Top Limestone antes que en la Botany/Grindstone Limestone, que ya contienen foraminíferos del Bashkiriense (Fig. 8.3). Además, la presencia de *Eostaffellina characteris* y *Eostaffellina?* sp. A sería característica del Voznesseniense en Inglaterra (CÓZAR & SOMERVILLE, 2015).

8.4.- Análisis de las asociaciones de conodontos de la Meseta Central y de la Cuenca de Tindouf y revisión de las asociaciones de foraminíferos de la Meseta Central

Las secciones en Marruecos fueron estudiadas en detalle mediante foraminíferos y algas calcáreas y comparadas sus distribuciones con las establecidas según el esquema de Europa Occidental (ver CÓZAR *et al.*, 2008a, 2011, para la Meseta Central y CÓZAR *et al.*, 2014a para la Cuenca de Tindouf), para la datación y realización de un esquema bioestratigráfico más preciso que los proporcionados previamente por otros autores (BERKHLI, 1999; BERKHLI *et al.*, 2001; BERKHLI & VACHARD, 2002; LYS, 1979; MAMET *et al.*, 1966; CONRAD, 1985; SEBBAR, 2000; SEBBAR *et al.*, 2000). SAID (2005), SAID *et al.* (2010, 2011, 2013) y RODRÍGUEZ *et al.* (2013a, b), estudiaron, a su vez, las asociaciones de corales presentes en la Meseta Central (los cuatro primeros trabajos) y en la Cuenca de Tindouf (los dos últimos trabajos). Respecto a los foraminíferos, en este apartado de la presente Tesis Doctoral se realiza una revisión de sus distribuciones estratigráficas en la región de Adarouch, originalmente determinadas en CÓZAR *et al.* (2008a, 2011), comparándolas con las asociaciones de foraminíferos de la Plataforma Rusa. Esta revisión se realiza con el objetivo de, en una primera aproximación, analizar si al igual que en las facies someras del norte de Inglaterra, se producen los desfases entre los límites de los pisos y subpisos de los esquemas cronoestratigráficos de Europa Occidental y de la Plataforma Rusa evidenciados por CÓZAR & SOMERVILLE (2014, 2015).

Los taxones de conodontos presentes tanto en la Meseta Central como en la Cuenca de Tindouf que han sido estudiados en el presente trabajo son, por lo general, cosmopolitas y se encuentran presentes en gran parte de las cuencas euroasiáticas y norteafricanas, permitiendo algunos de ellos correlaciones a nivel mundial y la identificación de zonas de conodontos reconocidas y empleadas ya, de forma generalizada, en gran parte de estas últimas cuencas. Uno de los mayores problemas

en el caso de los conodontos, es que en las distintas secciones de la Meseta Central y la Cuenca de Tindouf presentan una escasa uniformidad en su distribución vertical y, por lo tanto, en la sucesión carbonífera de estas cuencas. Es común en las distintas secciones, que en gran parte de los niveles, o no se hayan recuperado elementos conodontales o sólo se hayan obtenido unos pocos ejemplares que en muchos casos no han podido ser identificados taxonómicamente, mientras que en otros pocos, se concentran un elevado número de ejemplares y gran parte de los géneros y especies reconocidos. Este hecho está relacionado fundamentalmente, en que la sucesión carbonífera estudiada en la Meseta y en Tindouf se caracteriza por un gran número de depósitos de facies someras a poco profundas de plataforma; facies que en todo caso no favorecen la presencia de conodontos. La escasez y, en ocasiones, ausencia de ejemplares en numerosas muestras se traduce en que, en muchos casos, no se haya podido determinar la primera presencia real de un taxón relevante desde el punto de vista bioestratigráfico y, por lo tanto, establecer el límite inferior de alguna de las zonas de conodontos reconocidas ampliamente en la literatura. Debido a lo anterior, se evidencia la necesidad de emplear también la información bioestratigráfica proporcionada por los foraminíferos. Por ello, en este apartado se integran la información bioestratigráfica obtenida tanto con foraminíferos como conodontos con el fin de obtener una datación más detallada, y en algunos casos actualizada, de las secciones tanto de la región de Adarouch en la Meseta Central como en la Cuenca de Tindouf, así como una correlación más precisa entre las distintas secciones de la región de Adarouch.

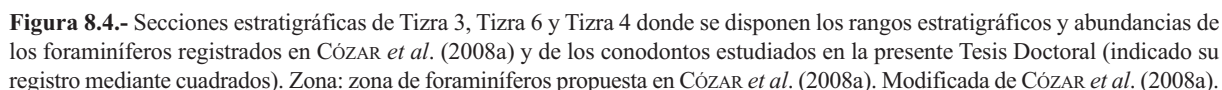
Región de Adarouch (Meseta Central)

Formación Tizra

Esta formación fue estudiada previamente por BERKHLI (1999), BERKHLI *et al.* (2001) y BERKHLI & VACHARD (2001) en la que definieron tres miembros, TZ1 a TZ3, y datada mediante foraminíferos como V3by (Asbiense superior, Viseense). Posteriormente, CÓZAR *et al.* (2008a) levantaron y estudiaron cinco nuevas secciones. Según estos autores, la sección de Tizra 3, es la más antigua, correspondiendo su parte basal al miembro TZ1 de la Formación Tizra y el resto de la sección al miembro TZ2. Las secciones de Tizra 6 y Tizra 4, pertenecen al miembro TZ2 y, por último, las secciones de Tizra 2 y Tizra 5, siendo esta última la más moderna, al miembro TZ3 de la Fm Tizra (Fig. 8.4).

Foraminíferos

La sección de Tizra 3 fue datada como Asbiense superior (parte inferior del Viseense superior); Subzona Cf6γ de CONIL *et al.* (1980) y de CONIL en CONIL *et al.* (1991) (Fig. 8.4) por CÓZAR *et al.* (2008a) gracias a la primera presencia de las algas calcáreas *Ungdarella uralica* MASLOV, *Fasciella crustosa* VACHARD, SOMERVILLE &



La sección de Tizra 6 podría considerarse como Cf6γ terminal o Asbiense terminal por el registro de los primeros *Archaediscus* del grupo *karreri* (CÓZAR *et al.*, 2008a). En la sección de Tizra 4, *Neoarchaediscus* es

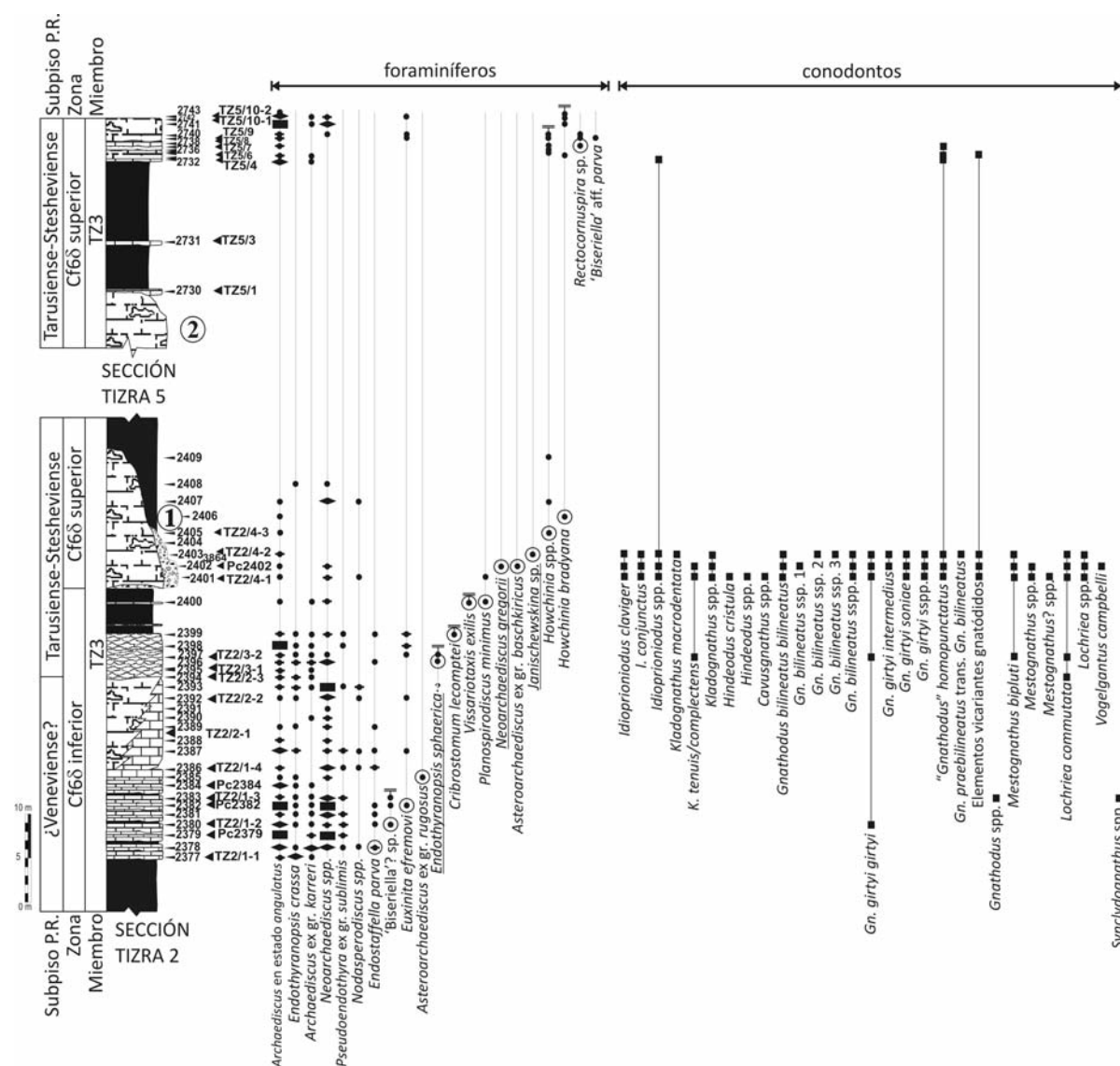


Figura 8.5.- Secciones estratigráficas de Tizra 2 y Tizra 5 donde se disponen los rangos estratigráficos y abundancias de los foraminíferos registrados en CÓZAR *et al.* (2008a) y de los conodontos estudiados en la presente Tesis Doctoral (indicado su registro mediante cuadrados). Zona: zonas de foraminíferos propuesta en CÓZAR *et al.* (2008a), Subpiso P.R.: subpiso de la Plataforma Rusa con el que podrían correlacionarse los materiales englobados en función de las asociaciones de foraminíferos presentes. Modificada de CÓZAR *et al.* (2008a).

bastante común con diversas especies y como señalan CÓZAR *et al.* (2008a), diversos autores indican que una cierta abundancia y diversidad de archaediscidos estelados como los *Neoarchaediscus* es un aspecto característico del Brigantiense. (Fig. 8.4).

En cuanto a la sección de Tizra 2, CÓZAR *et al.* (2008a) consideraron que en función de las asociaciones de foraminíferos se podría dividir en dos partes (Fig. 8.5). La parte inferior de la sección (muestras Pc2377 a Pc2399) fue asignada a la Subzona de foraminíferos Cf6δ inferior (Brigantiense inferior, Viseense superior) por la presencia de *Archaediscus* ex. gr. *karreri*, *Archaediscus chernousovensis* MAMET, CHOUTERT & HOTTINGER, *Neoarchaediscus*, *Nodaspe-*

rodiscus, *Endostaffella*, *Endothyranopsis*, *Euxinita efremoni* (VDOVENKO & ROSTOVTSOVA), *Howchinia* y especies de *Pseudoendothyra* de gran tamaño CÓZAR *et al.* (2008a).

Justo por debajo de la muestra Pc2400 se registra por primera vez el foraminífero *Endothyranopsis* (*Reitlingeropsis*) *sphaerica* (RAUSER-CHERNOUSOVA & REITLINGER), cuya primera aparición se produce en la Scar Limestone, considerada en su momento de edad Brigantiense superior, Zona Cf6δ superior (CÓZAR & SOMERVILLE, 2005b; CÓZAR *et al.*, 2008a). En los niveles basales de la parte superior de la sección (Fig. 8.5) se documenta la primera presencia de los foraminíferos *Planospirodiscus minimus* (GROZDILOVA & LE-

BEDEVA) (Pc2400), *Asteroarchaediscus* ex. gr. *baschkiricus* (KRESTOVNIKOV & THEODOROVICH) (Pc2402) y *Janischewskina* sp. Estos taxones fueron empleados por CÓZAR & SOMERVILLE (2004) para reconocer el Brigantiense superior (Subzona Cf6δ superior) en los miembros Scar Limestone y Five Yard Limestone en el norte de Inglaterra y, posteriormente, por CÓZAR *et al.* (2008a) para asignar la misma edad a esta parte de la sección de Tizra 2. En el Bloque de Alston (N de Inglaterra), CÓZAR & SOMERVILLE (2004) registran *Planospirodiscus* sp. en el Mb Scar Limestone (Tarusiense, Serpujoviense inferior). *Asteroarchaediscus baschkiricus* (KRESTOVNIKOV & THEODOROVICH) está presente en el Samarskiense superior-Novolyubovskense (=Stesheviense superior-Protviense) de la Cuenca del Donets (Zona Cf15; POLETAEV *et al.*, 1991), Veneviense de la Cuenca de Moscú (GIBSHMAN *et al.*, 2009) y techo del Bogdanoviense (=techo del Veneviense) de los Urales Meridionales (KULAGINA *et al.*, 2009). En cambio, VDOVENKO *et al.* (1990) consideran que se encuentra presente desde el Aleksienense en la Plataforma Rusa, siendo poco común hasta el Stesheviense y bastante común en el Protviense-Voznesseniense. *Janischewskina* aparece desde el Brigantiense superior en el norte de Inglaterra según CÓZAR & SOMERVILLE (2004) y WATERS *et al.* (2016). La asociación de foraminíferos en la parte superior de la sección de Tizra 2 es muy similar a la registrada en la Scar Limestone del norte de Inglaterra (CÓZAR & SOMERVILLE, 2004; CÓZAR *et al.*, 2008a). Esta caliza fue considerada en su momento como Brigantiense superior (Zona Cf6δ superior; CÓZAR & SOMERVILLE, 2005b; CÓZAR *et al.*, 2008a) pero posteriormente fue correlacionada por CÓZAR & SOMERVILLE (2014, 2015) con el Tarusiense (Serpujoviense superior). Por ello, se considera que esta parte de la sección de Tizra 2 (desde el registro de *E. sphaerica*) podría asignarse al Tarusiense (Fig. 8.6). Este hecho implicaría, a su vez, que la parte inferior de la sección de Tizra 2 podría asignarse al Veneviense (Fig. 8.6), último subpiso del Viseense de la Plataforma Rusa, aunque no se puede señalar su límite inferior por la falta de marcadores bioestratigráficos.

En la sección de Tizra 5 (Fig. 8.5) CÓZAR *et al.* (2008a) indican que la presencia de '*Biseriella*' aff. *parva* (CHERNYSHEVA) y *Rectocornuspira* (*Rectocornuspira*) en la parte superior de la sección y las concentraciones del problematica *Saccamminopsis* en niveles finos de calizas intercalados entre los montículos microbianos le permitió asignar la sucesión al Brigantiense superior (Subzona Cf6δ superior). Los materiales de la sección de Tizra 5 se encuentran suprayacentes a los de la sección de Tizra 2, lo que implicaría que también la sección de Tizra 5 podría asignarse al Tarusiense o Serpujoviense inferior (Fig. 8.6).

Conodontos

La asociación de conodontos de Tizra 3 es bastante pobre debido a las facies de montículo microbiano que no son las más propicias para el desarrollo de este grupo. Sólo dos muestras proporcionaron elementos conodon-

tales. En el nivel TZ3/3-1, se identificaron únicamente los taxones *Idioproniodus* spp. y *Kladognathus* spp. Estos taxones presentan un rango estratigráfico muy amplio desde el Viseense inferior en Inglaterra (METCALFE, 1981; DAVIES *et al.*, 1993), Viseense superior en la Cuenca de Moscú (GIBSHMAN *et al.*, 2009; sólo para *Kladognathus*), el Osagense de Norteamérica (CHAUFFE & NICHOLS, 1995, para *Idioproniodus*) hasta incluso el Bashkiriense como en Algeria (NEMYROVSKA *et al.*, 2006), Libia (WEYANT & MASSA, 1985), Marruecos (Cuenca de Tindouf, CÓZAR *et al.*, 2014a) Malasia (METCALFE, 1980) o Morroviense de Norteamérica (CHAUFFE & NICHOLS, 1995, para *Idioproniodus*) con lo que no permiten datar de forma precisa estos materiales.

En la parte inferior de la sección de Tizra 2 las asociaciones de conodontos siguen siendo muy pobres con un registro de taxones que, nuevamente, no tienen relevancia bioestratigráfica, como son *Gnathodus* spp., *Syncladognathus* spp. y *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL), cuyo registro es bastante común desde los niveles inferiores del Viseense (Inglaterra: VARKER & SEVASTOPULO, 1985; DAVIES *et al.*, 1993; Pirineos: MARKS & WENSINK, 1970; PERRET & WEYANT, 1994; Zona Cantábrica: MENÉNDEZ-ÁLVAREZ, 1991; GARCÍA-LÓPEZ & SANZ-LÓPEZ, 2002a, b; Ucrania: POLETAEV *et al.*, 1991; Plataforma Rusa: VDOVENKO *et al.*, 1990; GIBSHMAN *et al.*, 2009; Urales Meridionales: NIKOLAEVA *et al.*, 2009).

En la muestra TZ2/3-2 se registran por vez primera *Kladognathus tenuis/complectens* (BRANSON & MEHL), emend. REXROAD, 1981 *sensu* SOMERVILLE, 1999, *Gnathodus girtyi girtyi* HASS y *Mestognathus bipluti* HIGGINS (Fig. 8.5). En cuanto a *Kladognathus tenuis/complectens*, aunque SKOMPSKI (1996) menciona que este taxón es característico desde el Brigantiense superior al Arnsbergiense (E_{2c}) en Inglaterra, elementos individuales del aparato de este taxón se conocen desde el Viseense inferior de Inglaterra (METCALFE, 1981) y de Algeria (NEMYROVSKA *et al.*, 2006). METCALFE (1981), VARKER & SEVASTOPULO (1985) y HIGGINS (1985) establecen la primera aparición en las Islas Británicas de la subespecie *Gnathodus girtyi girtyi* en la base de la Zona de *Gnathodus bilineatus* (Viseense superior), aunque VARKER & SEVASTOPULO (1985) mencionan que puede registrarse desde el techo de la Zona de *Lochriea commutata*, y extienden su distribución hasta el extremo superior de la parte baja de la Zona de *G. bilineatus bollandensis* en el Arnsbergiense (E₂) (Fig. 8.1). PERRET (1977, 1993) y PERRET & WEYANT (1994) y CONIL *et al.* (1991) lo identifican tanto en Pirineos como en la Cuenca Franco-Belga desde el Asbiense superior (Zona de *Gnathodus bilineatus-Paragnathodus commutatus*, Fig. 8.1, y parte inferior de la Zona de *bilineatus* o Cf6γ, respectivamente). En Ucrania y en los Urales Meridionales se registra desde el Aleksienense (POLETAEV *et al.*, 1991; NIKOLAEVA *et al.*, 2009), aunque en la Cuenca de Moscú está presente desde el Veneviense superior (GIBSHMAN *et al.*, 2009) (Fig. 8.2). *Mestognathus bipluti*, se registra desde el Brigantiense superior (VARKER

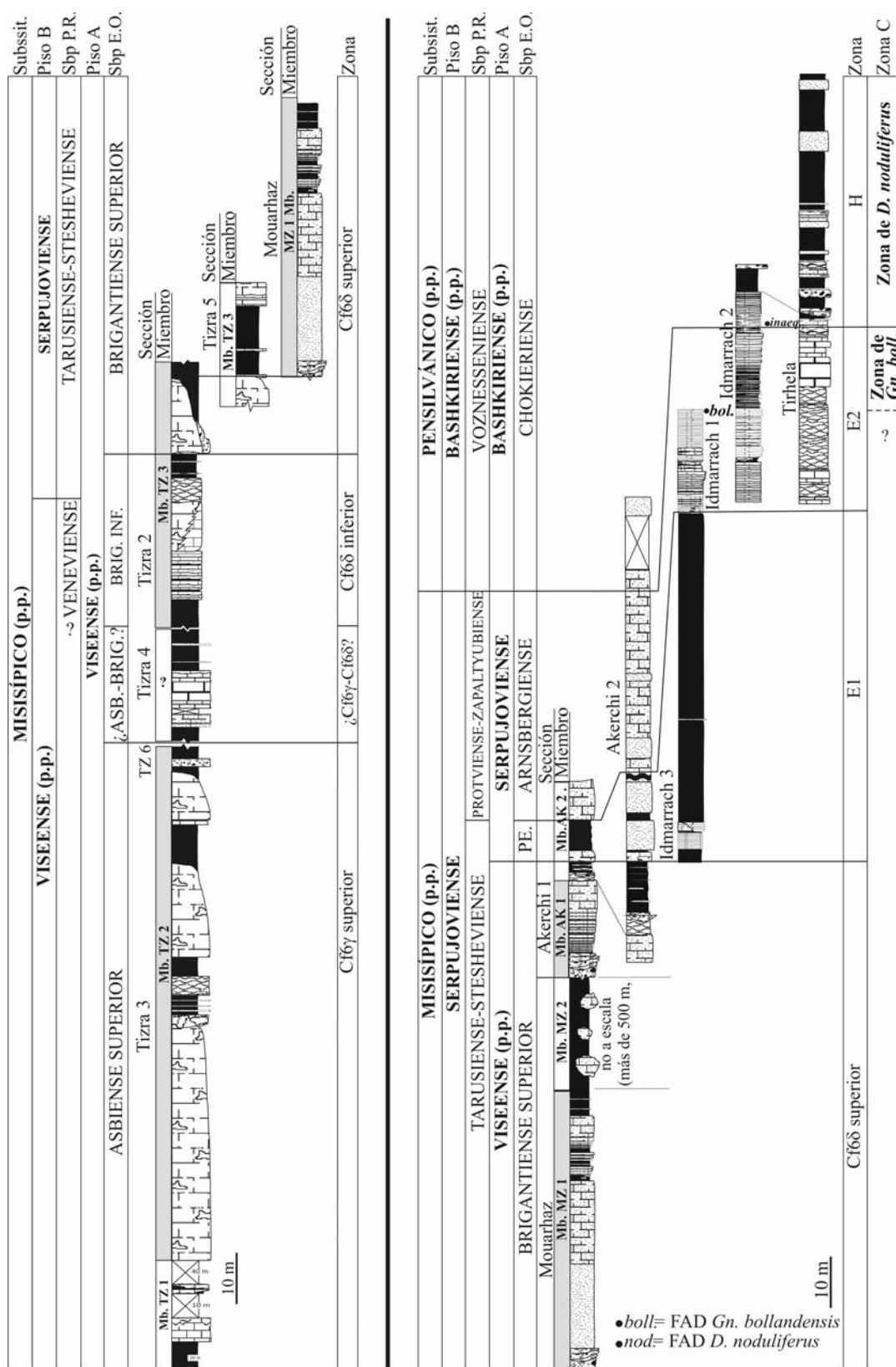


Figura 8.6.- Correlación estratigráfica de las secciones del área de Adarouch donde se indica el FAD de *Declinognathodus noduliferus*. Modificada de CÓZAR *et al.* (2011) y basada en los datos de CÓZAR *et al.* (2008a), CÓZAR *et al.* (2011) y en los datos de la presente Tesis Doctoral. Zona: zonas de foraminíferos (Cf6γ-Cf6δ) y zonas de ammonoideos (E₁-H) propuestas en CÓZAR *et al.* (2011); Zona C: zonas de conodontos reconocidas en la presente Tesis Doctoral; Piso A: piso del esquema cronoestratigráfico de Europa Occidental propuesto en CÓZAR *et al.* (2008, 2011); Piso B: piso del esquema cronoestratigráfico de Plataforma Rusa propuesto en este trabajo; Sbp E.O.: subpisos de Europa Occidental con el que CÓZAR *et al.* (2008, 2011) correlacionaron los materiales englobados en función de la asociaciones de foraminíferos presentes; Sbp P.R.: subpisos de la Plataforma Rusa con el que podrían correlacionarse los materiales englobados en función de la asociaciones de foraminíferos presentes; Subst.: Subsistema. Asb.: Asbiense, Brig.: Brigantiense, inf.: inferior, Mb.: Miembro, Mikh. Mikhailoviense, PE.: Pendleense, Ven.: Veneviense; Gn. boll.: *Gnathodus bollandensis*; D.: *Declinognathodus*.

& SEVASTOPULO, 1985) o desde el Viseense terminal en la Zona de *Lochriea multinodosa* en la Zona Cantábrica (GARCÍA-LÓPEZ & SANZ-LÓPEZ, 2002b). En cambio, en la Cuenca de Moscú (Cantera de Novogurovsky, GIBSHMAN *et al.*, 2009) se registra desde el Mikhailoviense (que se correlaciona con el Asbiense superior o Brigantiense dependiendo los autores, Fig. 8.2), mientras que en los Urales Meridionales (NIKOLAEVA *et al.*, 2009) se restringe al Aleksienso-Mikhailoviense, desde la Zona de *Gnathodus bilineatus bilineatus* hasta la parte superior de la Zona de *Lochriea mononodosa* (Fig. 8.2).

Las asociaciones de conodontos en la parte superior de la sección de Tizra 2 muestran un cambio drástico en diversidad y abundancia, documentándose hasta 15 nuevos taxones (Fig. 8.5) en las facies de flanco de los montículos microbianos (muestras TZ2/4-1, Pc2402, TZ2/4-2, Pc3864). Muchos de los ejemplares descritos en nomenclatura abierta (por ejemplo, *Gnathodus* spp., *Gn. bilineatus* spp., *Gn. girtyi* spp., elementos vicariantes de gnátodidos, *Mestognathus* spp., *Lochriea* spp. entre otros) son elementos M, P₂ o S que pertenecen al género pero que no pueden adscribirse a una especie concreta, o son elementos P₁ que por encontrarse fragmentados tampoco pueden adscribirse a una especie determinada. De los 14 nuevos taxones, la mayoría presentan rangos estratigráficos extensos, como por ejemplo, *Idioproniodus claviger* (ROUNDY), *Hindeodus cristula* (YOUNGQUIST & MILLER), “*Gnathodus*” *homopunctatus* ZIEGLER, *Vogelgnathus campbelli* (REXROAD), cuyo registro se conoce ya desde el Viseense inferior (i.e. METCALFE, 1981; VARKER & SEVASTOPULO, 1985; POLETAEV *et al.*, 1991; PERRET, 1993; PERRET & WEYANT, 1994; GARCÍA-LÓPEZ & SANZ-LÓPEZ, 2002a,b; NIKOLAEVA *et al.*, 2009). En el caso de *Idioproniodus conjunctus* (GUNNELL), CHAUFFE & NICHOLS (1995) indican que el aparato completo de este taxón con todos sus elementos presentes, incluyendo el lexingtonensiforme, se reconoce a partir del Chesteriense en Norteamérica (E.E.U.U.) y que, aunque *I. claviger* hubiera evolucionado a partir de *I. healdi* durante el Osagense tardío-Merameciense (Chadiense-Asbiense) es en el Chesteriense cuando se encuentran todos los elementos del aparato y, especialmente el elemento “Pb” (P₁ en este trabajo) bien desarrollados. En los Pennines, norte de Inglaterra, HIGGINS (1975) documenta todos los elementos del aparato de *I. conjunctus* e *I. claviger* a partir del Pendleense (E₁). En Europa, *I. claviger*, y en concreto el elemento P₁ *Geniculatus claviger* (ROUNDY), suele presentar un primer registro diverso. En las Craven Lowlands del norte de Inglaterra, METCALFE (1981) lo menciona desde el Chadiense superior, mientras que en el área de los Pennines HIGGINS (1975) lo reconoce a partir del Pendleense, en su Zona de *Kladognathus-Gnathodus girtyi simplex* (Fig. 8.1), aunque este autor también indica que en otras áreas su registro suele ser más antiguo. En la Zona Cantábrica, GARCÍA-LÓPEZ & SANZ-LÓPEZ (2002b) registran *G. claviger* en una única muestra en la sección de Millaró en el Serpujoviense inferior (parte superior de la Zona de *Lochriea nodosa*). En la Cuenca

de Moscú, GIBSHMAN *et al.* (2009) y KABANOV *et al.* (2009) registran *Geniculatus* sp. en el Veneviense medio y en el Stesheviense inferior (Fig. 8.2), en las canteras de Novogurovsky y Zaborie, respectivamente. De hecho, en la Cantera de Novogurovsky se registra en el mismo nivel que la primera presencia de *Lochriea zieglerei*. En los Urales Meridionales (sección de Verkhnyaya Kardailovka), *G. claviger* se encuentra restringido a la parte inferior de Aleksienso-Mikhailoviense, dentro de la Zona de *Gn. bilineatus bilineatus* (NIKOLAEVA *et al.*, 2009). El primer registro de *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY) suele ser, por el contrario, bastante homogéneo, reconociéndose desde el Viseense superior (METCALFE, 1981; VARKER & SEVASTOPULO, 1985; POLETAEV *et al.*, 1991; PERRET, 1993; PERRET & WEYANT, 1994; MENÉNDEZ-ÁLVAREZ, 1991; GARCÍA-LÓPEZ & SANZ-LÓPEZ, 2002b; NIKOLAEVA *et al.*, 2009; Figs. 8.1, 8.2), aunque en la Cuenca de Moscú se registra en el Mikhailoviense superior. Otro taxón que está presente en esta parte de la sección es *Kladognathus macrodentata* (HIGGINS), que HIGGINS (1975, 1985) lo reconoce desde la Zona de *Gn. girtyi collinsoni* de edad Brigantiense terminal (parte superior de la Zona P₂). Por último, destaca el primer registro en estos niveles de *Gnathodus girtyi intermedius* GLOBENSKY y *Gnathodus girtyi soniae* RHODES, AUSTIN & DRUCE (Fig. 8.5). El primero se reconoce desde la Zona de *Gn. girtyi collinsoni* (P_{2c}; HIGGINS, 1975, 1985) en los Pennines en el norte de Inglaterra, aunque HIGGINS (1975) menciona que es más abundante en el Pendleense, en la Zona de *Kladognathus-Gnathodus girtyi simplex* (Fig. 8.1). En esta última zona también se registra por vez primera *Gn. girtyi soniae* (HIGGINS, 1975, 1985). En la Cuenca de Moscú, *Gn. girtyi intermedius* se registra en el Stesheviense basal (parte superior del Serpujoviense inferior; Fig. 8.2) mientras que *Gn. girtyi soniae* lo hace desde el Tarusiense superior (parte inferior del Serpujoviense inferior) (GIBSHMAN *et al.*, 2009). En cambio, en la sección de Verkhnyaya Kardailovka, de aguas profundas, tanto *Gn. girtyi soniae* como *Gn. girtyi intermedius*, se reconocen en el Aleksienso-Mikhailoviense en la Zona de *Gn. bilineatus bilineatus*; aunque el ejemplar de *Gn. girtyi intermedius* no se encuentra ilustrado.

Las asociaciones de conodontos que caracterizan la parte superior de la sección de Tizra 2, son muy similares a la de la Zona de *Kladognathus-Gnathodus girtyi simplex* (Pendleense, E₁) de Inglaterra (Fig. 8.1) y a la registrada en la Zona de *Lochriea zieglerei* (Tarusiense-Stesheviense) de la Cuenca de Moscú (Fig. 8.2), con taxones en común como *Gn. girtyi intermedius*, *Gn. girtyi soniae*, *K. macrodentata*, *Idioproniodus claviger*, *Idioproniodus conjunctus*, *Mestognathus bipluti*, así como otros taxones de mayor rango estratigráfico como *Cavusgnathus*, “*Gn.*” *homopunctatus*, *Gn. bilineatus bilineatus*, *Gn. girtyi girtyi*, *Kladognathus tenuis*, *L. commutata*, *Mestognathus bipluti*, *Syncladognathus* y *Vogelgnathus campbelli*, por lo que la asociación de conodontos podría ser indicativa del Serpujoviense inferior (subpisos Pendleense o Taru-

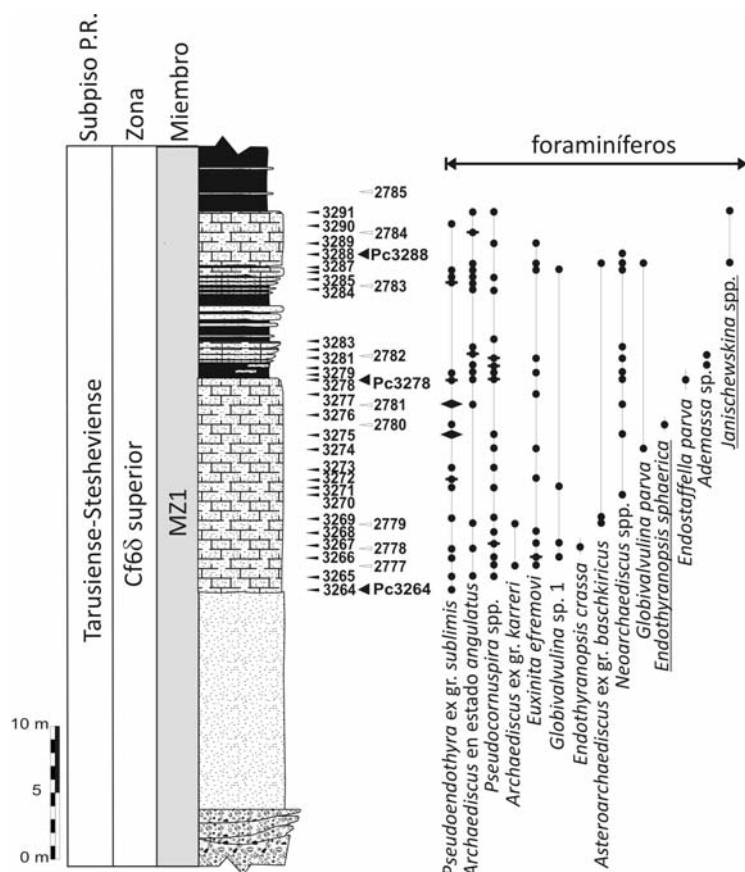


Figura 8.7.- Sección estratigráfica de Mouarhaz 1 donde se disponen los rangos estratigráficos y abundancias de los foraminíferos registrados en CÓZAR *et al.* (2011). Zona: zona de foraminíferos propuesta en CÓZAR *et al.* (2008), Subpiso P.R.: subpiso de la Plataforma Rusa con el que podrían correlacionarse los materiales englobados en función de la asociaciones de foraminíferos presentes. Modificada de CÓZAR *et al.* (2011).

siense, según el esquema) (Fig. 8.5). Lamentablemente, no se registra *Lochriea zieglerei*, el marcador potencial del Viseense-Serpujoviense. De hecho, hay que destacar la ausencia de formas ornamentadas de *Lochriea* como por ejemplo, *L. nodosa* (BISCHOFF), *L. mononodosa* (RHODES, AUSTIN & DRUCE), *L. zieglerei* o *L. cruciformis* (CLARKE) entre otras, aunque en esta parte de la sección se hayan identificado hasta 348 elementos P_1 de *Lochriea* todos ellos pertenecen a *L. commutata*, una de las formas no ornamentadas. Cabe destacar que este hecho no sólo se observa en la sección de Tizra 2, sino en todas las muestras de las secciones de la región de Adarouch. Al no registrarse *L. zieglerei* ni *Gn. g. simplex*, no se puede reconocer directamente la zona de conodontos definida por HIGGINS (1975, 1985), ni tampoco la Zona de *L. zieglerei*, y además, debido a la poca homogeneidad del registro de conodontos (abundancia y diversidad), especialmente en niveles inferiores, la presencia de algunos taxones que podrían resultar bioestratigráficamente útiles como *Gn. g. intermedius* o *Gn. g. soniae* no permite determinar si es un primer registro virtual o real (FAD) por lo que no es posible definir una zona de conodontos local para el área.

Formación Mouarhaz

Subdividida por BERKHLI & VACHARD (2001) y BERKHLI *et al.* (2001) en dos miembros, esta formación fue datada como V3c inferior, por estos autores. El miembro MZ1 presenta una asociación de foraminífe-

ros similar a la que está presente en el miembro TZ3 (secciones Tizra 2 y 5) datada por CÓZAR *et al.* (2008a, 2011) como Brigantiense superior (Cf6δsuperior). En este miembro, CÓZAR *et al.* (2008a) identifican los taxones *Endothyranopsis (Reitlingeropsis) sphaerica*, *Asteroarchaediscus ex. gr. baschkiricus*, *Janischewskina spp.* y *Euxinita aff. efremovi* (CÓZAR *et al.*, 2008a) (Fig. 8.7). La asociación de *Endothyranopsis (Reitlingeropsis) sphaerica*, *Asteroarchaediscus ex. gr. baschkiricus* y *Janischewskina spp.* se encuentra también en la Scar Limestone y Five Yard Limestone las cuales fueron correlacionadas con el Tarusiense por lo que, la sección de Mouarhaz 1 podría ser considerada Tarusiense (Fig. 8.6).

Las muestras de conodontos tomadas en el miembro MZ1 no fueron productivas para conodontos, no pudiéndose realizar consideraciones bioestratigráficas mediante este grupo fósil.

Formación Akerchi

BERKHLI & VACHARD (2001) subdividieron la Fm Akerchi en dos miembros, AK1 y AK2 y la dataron como V3c superior (parte superior del Viseense superior)-posible E_2 (Zona de ammonoideos de *Eumorphoceras*, Subpiso Arnsbergiense, Piso Namuriense inferior). Gran parte de la sección de Akerchi 1 pertenece al miembro inferior (AK1), mientras que en la sección de Akerchi 2 este miembro se reconoce en su parte basal.

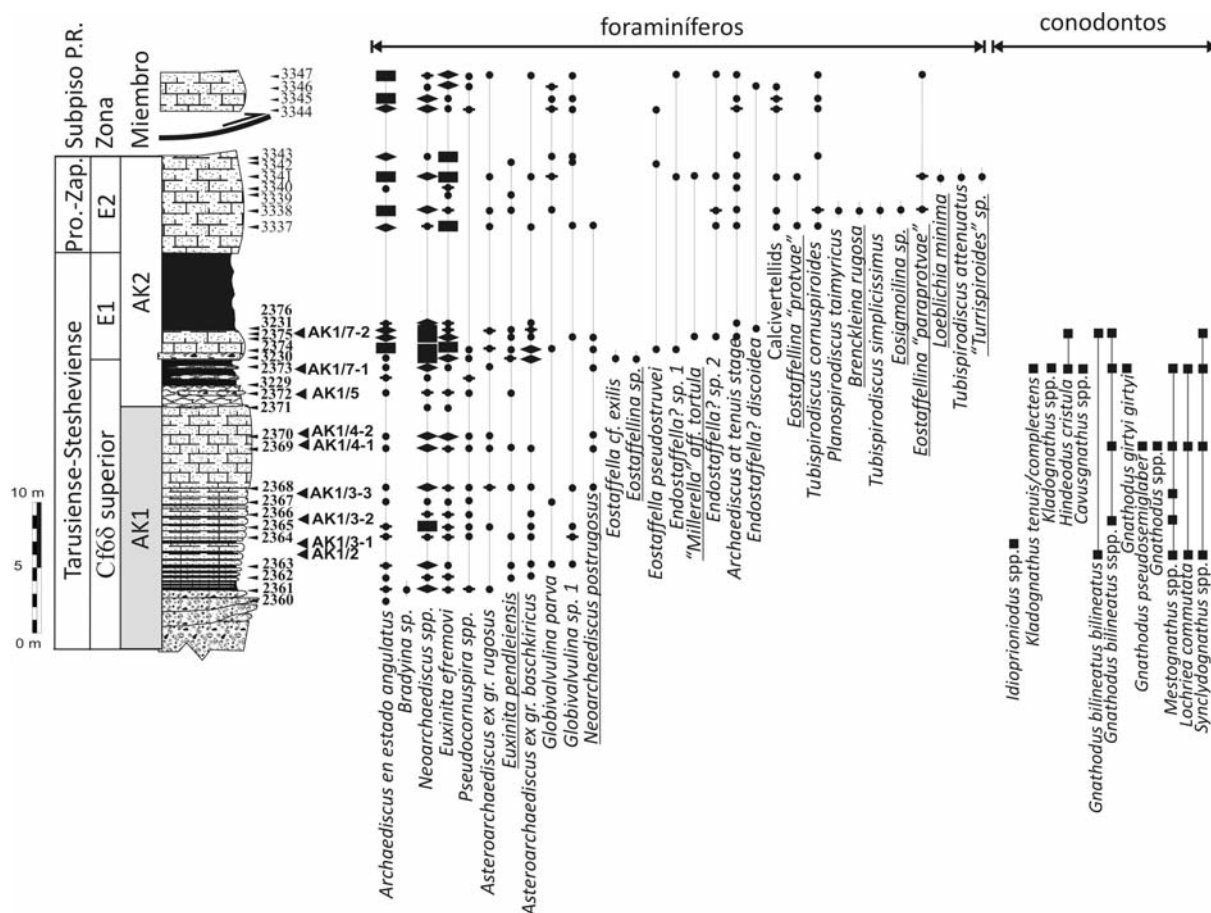


Figura 8.8.- Sección estratigráfica de Akerchi 1 donde se disponen los rangos estratigráficos y abundancias de los foraminíferos registrados en CÓZAR *et al.* (2011) y de los conodontos estudiados en la presente Tesis Doctoral (indicado su registro mediante cuadrados). Zona: zona de foraminíferos (Cf6δ superior) y zonas de ammonioideos (E₁-E₂) propuestas en CÓZAR *et al.* (2011); Subpiso P.R.: subpiso de la Plataforma Rusa con el que podrían correlacionarse los materiales englobados en función de las asociaciones de foraminíferos presentes; Pro.: Protviense; Zap.: Zapaltyubiense. Modificada de CÓZAR *et al.* (2011).

Foraminíferos

Al igual que el miembro MZ1 y la parte superior del miembro TZ3, la parte inferior de la sección de Akerchi 1 (muestras Pc2360-Pc2370, miembro AK1) fue datada como Brigantiense superior (Cf6δsuperior) por CÓZAR *et al.* (2008a) basándose en la presencia de *Asteroarchaediscus* del grupo *baschkiricus*, *Asteroarchaediscus* del grupo *rugosus* y *Euxinita efremovi* (Fig. 8.8).

Hay que destacar la presencia de *Neorarchaediscus postrugosus* en la muestra 2368 de sección de Akerchi 1 (Fig. 8.8) que es el marcador del Serpujoviense inferior (en el sentido clásico, Subpiso Tarusiense en la Cuenca de Moscú) y que en la muestra Pc2362, se registra *Euxinita pendleiensis* CÓZAR, SOMERVILLE & BURGUESS que es un marcador del Pendleiense (Namuriense inferior, Serpujoviense) en el Midland Valley de Escocia (CÓZAR *et al.*, 2008b, 2011) y que en la sección de Vegas de Sotres (Zona Cantábrica, España) se registra en el Tarusiense (CÓZAR *et al.*, 2016). La presencia de *Euxinita pendleiensis*, "*Millerella*" aff. *tortula* y *Eostaffellina* spp. en la parte inferior de la sección de Akerchi 1 y de *N. postrugosus* (ya en niveles superiores), también permite correlacionarla con el Tarusiense o Serpujoviense inferior, según lo expuesto para la

Cuenca de Moscú y el Mb Scar Limestone del norte de Inglaterra (Fig. 8.6).

Dentro del Serpujoviense, CÓZAR *et al.* (2011) situaron el límite del Serpujoviense inferior-Serpujoviense superior a la base del nivel de caliza arenosa donde se recogió la muestra Pc3337. El registro de *E. protvae* en la sección de Akerchi 1 (Pc3337), asociado a su vez con *Brenckleina rugosa*, *Eosigmoilina* y *Eostaffellina* 'paraprotvae' (los tres en la muestra Pc3338; Fig. 8.8) que son indicativos de un Serpujoviense más avanzado en la Plataforma Rusa (VDOVENKO *et al.* 1990; ALEKSEEV, 2009; GIBSHMAN *et al.*, 2009; KABANOV *et al.*, 2009; CÓZAR & SOMERVILLE, 2015; CÓZAR *et al.*, 2015a), permitirían adscribir esta parte de la sección al Serpujoviense superior y, en concreto, al Protviense (Fig. 8.6).

En la muestra Pc3341 de la sección de Akerchi 1 se registran *Loeblichia minima* y 'Turrspiroides' (Fig. 8.8). Para POLETAEV *et al.* (1991), *Loeblichia minima* se registra en su zona Cf16 (Zapaltyubiense). KABANOV *et al.* (2009) y GIBSHMAN *et al.* (2009) coinciden en que se registra desde el Stesheviense inferior mientras que para CONIL *et al.* (1991) y POTY *et al.* (2006), lo hace en sus zonas Cf7 (E_{2a}) y MFZ16 (Arnsbergiense), respectivamente, para las cuencas franco-belgas. El Arnsbergiense

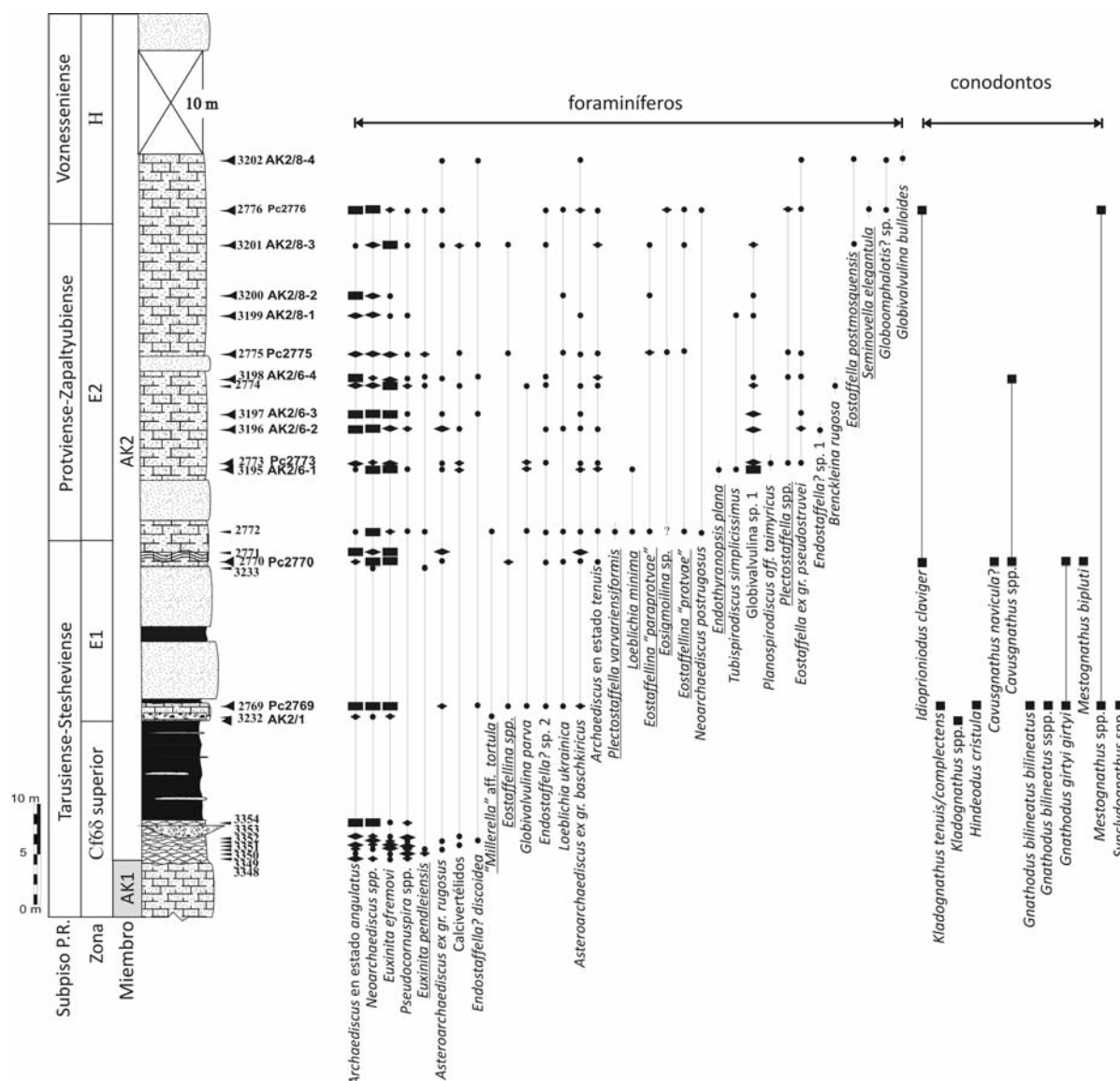


Figura 8.9.- Sección estratigráfica de Akerchi 2 donde se muestran los rangos estratigráficos y abundancias de los foraminíferos registrados en CÓZAR *et al.* (2011) y de los conodontos estudiados en la presente Tesis Doctoral (indicado su registro mediante cuadrados). Zona: zona de foraminíferos (Cf6δ superior) y zonas de ammonioideos (E₁-H) propuestas en CÓZAR *et al.* (2011); Subpiso P.R.: subpisos de la Plataforma Rusa con el que podrían correlacionarse los materiales englobados en función de las asociaciones de foraminíferos presentes. Modificada de CÓZAR *et al.* (2011).

suele correlacionarse con la parte superior del subpiso ruso Protviense y el Zapaltyubiense (ver Fig. 8.2), es decir con el Serpujoviense superior. En el norte de Inglaterra, *L. minima* se identifica en la Botany/Grindstone Limestone de Stainmore Trough, junto con *Seminovella elegantula* RAUSER-CHERNOUSOVA, calizas que según CÓZAR & SOMERVILLE, (2015) podrían corresponderse con el Voznesseniense (=Bashkiriense) del esquema de la Plataforma Rusa. Con respecto a '*Turrispiroides*' CONIL *et al.* (1991) señalan su presencia desde su zona Cf7, en concreto, desde el Arnsbergiense (Zona E_{2a}) y POTY *et al.*, (2006) desde su Zona MFZ16 (=Arnsbergiense) mientras que para KULAGINA *et al.* (2009), se registra en los Urales Meridionales desde el Khudolaciense (=Stesheviense superior). Como tanto *Loeblichia minima* como "*Turrispiroides*" pueden registrarse desde el Serpujoviense superior, Zapaltyubiense de la Cuenca Rusa o Arnsbergiense en las cuencas franco-belgas, a

partir de la muestra Pc3341 de la sección de Akerchi 1, podría reconocerse el Zapaltyubiense, pero como también estos taxones presentan un registro más antiguo en otras cuencas, se considera que no puede definirse su límite de forma clara respecto a los niveles con taxones del Protviense, por lo que se correlaciona la parte superior de la sección de Akerchi 1, desde la muestra Pc3337 al Protviense-Zapaltyubiense según el esquema cronoestratigráfico de la Plataforma Rusa (Fig. 8.6).

En la sección de Akerchi 2, aunque su parte basal fue datada como Brigantiense superior (Cf6δsuperior) por CÓZAR *et al.* (2008a), *Euxinita pendleiensis* se registra desde su base (muestra Pc3350), mientras que *Neoarchaediscus postrugosus* no lo hace hasta la mitad de la sección (muestra Pc2772) (Fig. 8.9). En el nivel de caliza arenosa con estromatolitos en su parte inferior, en concreto en la muestra Pc2772, se registran conjunta-

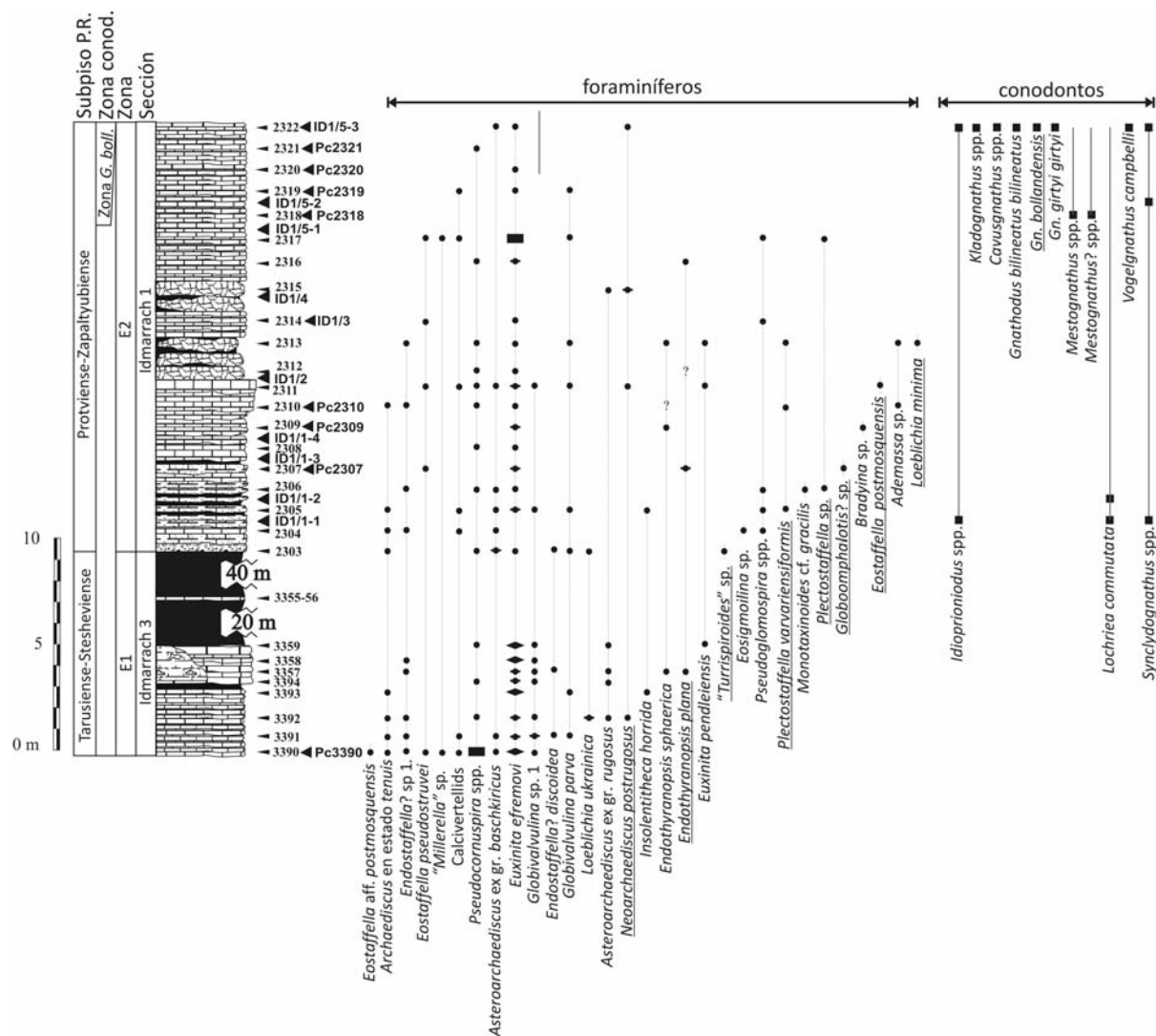


Figura 8.10.- Secciones estratigráficas de Idmarrach 3 e Idmarrach 1 donde se muestran los rangos estratigráficos y abundancias de los foraminíferos registrados en CÓZAR *et al.* (2011) y de los conodontos estudiados en la presente Tesis Doctoral (indicado su registro mediante cuadrados). Zona: zonas de ammonioideos propuestas en CÓZAR *et al.* (2011); Subpiso P.R.: subpisos de la Plataforma Rusa con el que podrían correlacionarse los materiales englobados en función de las asociaciones de foraminíferos presentes; *G. boll.*: *Gnathodus bollandensis*. Modificada de CÓZAR *et al.* (2011).

mente: *Plectostaffella varvariensisformis* BRAZHNKOVA & VDOVENKO, *Loeblichia minima*, *Eostaffellina* 'paraprotvae', *Eosigmoilina* sp., *Eostaffellina* 'protvae' y *Neoarchaediscus postrugosus* (Fig. 8.9). Este nivel puede correlacionarse con el nivel de la muestra Pc3337 de la sección de Akerchi 1 donde se reconoce una asociación similar. Además de presentar el marcador del Protviense, *E. 'protvae'*, también se registra *L. minima*, que suele ser empleada como marcador del Zapaltyubiense. En la muestra Pc3201, está presente *Eostaffella postmosquensis* KIREEVA (Fig. 8.9) que suele encontrarse desde el Protviense para VDOVENKO *et al.* (1990), aunque para NIKOLAEVA *et al.* (2009) y KULAGINA *et al.* (2009) formas definidas como *E. aff. postmosquensis* KIREEVA y *E. ex gr.* (=del grupo) *postmosquensis*, respectivamente, lo hacen desde la base del Chernyshevkiense (=Zapaltyubiense). Otros taxones que puede señalarse son *Plectostaffella varvariensisformis* (Pc2772)

y *Plectostaffella* spp. (Pc2773) (Fig. 8.9). *Plectostaffella varvariensisformis* está presente, en el norte de Inglaterra, tanto en la Rookhope Shell Band (Stainmore Trough) de posible edad Zapaltyubiense (=Serpujoviense superior) como en la Upper Fell Top Limestone (Bloque de Alston) y en la Grindstone/Botany Limestone (Stainmore Trough) (Fig. 8.3) ambas de posible edad Voznesseniense (=Bashkiriense basal) (CÓZAR & SOMERVILLE, 2015). En la Subregión de los Urales Orientales, *Plectostaffella varvariensisformis* se registra en el Chernyshevkiense (=Zapaltyubiense), donde se define una zona con este foraminífero como taxón nominal (KULAGINA *et al.*, 2011). En cuanto a *Plectostaffella* spp., CÓZAR *et al.* (2011), mencionan que son formas de gran tamaño, muy similares a *Plectostaffella varvariensis*, aunque al ser secciones oblicuas no permiten una identificación precisa. En todo caso, la presencia de formas similares a *P. varvariensis* pue-

den indicar una edad Zapaltyubiense (Zona E_{2b}), ya que esta última especie se reconoce desde la Rookhope Shell Band del norte de Inglaterra considerada como posible Zapaltyubiense. En función de lo expuesto, el límite Serpujoviense inferior-Serpujoviense superior, podría situarse desde la muestra Pc2772, correspondiéndose esta parte de la sección, hasta la muestra Pc3202, por lo menos, con el Protviense-Zapaltyubiense de la Plataforma Rusa (Fig. 8.6).

Otro límite bioestratigráfico relevante que reconocen CÓZAR *et al.* (2011) dentro del Miembro AK2, se registra en la sección de Akerchi 2, debido a la presencia de *Seminovella elegantula* RAUSER-CHERNOUSOVA (muestra Pc2776) (Fig. 8.9). Este taxón se registra en la Zona Cf17 de POLETAEV *et al.* (1991), en la Zona Cf9 de CONIL *et al.* (1991) y en la Grindstone Limestone (Bloque de Alston) y Botany Limestone (Stainmore Trough) en el norte de Inglaterra de posible edad Voznesseniense (Plataforma Rusa) o Chokieriense (Europa Occidental). Por lo tanto, *Seminovella elegantula* sería un marcador potencial del límite Serpujoviense-Bashkiriense y también permitiría reconocer el Voznesseniense (Fig. 8.6), que es el primer subpiso del Bashkiriense en el esquema de la Plataforma Rusa o el Chokieriense (Zona H de ammonoideos) de Europa Occidental.

Conodontos

Las asociaciones de conodontos tanto de la sección de Akerchi 1 como de Akerchi 2 (Figs. 8.8, 8.9), son escasas y están compuestas por taxones poco relevantes bioestratigráficamente dentro del contexto de edad que nos ofrecen los foraminíferos para estas secciones, ya que su registro puede reconocerse desde el Viseense [i.e. *Gnathodus bilineatus bilineatus*, *Gnathodus girtyi girtyi*, *Kladognathus tenuis/complectens*, *Hindeodus cristula*, *Lochriea commutata*, *Syncladognathus* spp., *Cavusgnathus navicula*? (HINDE) y *Mestognathus bipluti*].

Formación Idmarrach

Definida por BERKHLI & VACHARD (2002), los autores estudiaron únicamente la sección de Idmarrach 1 que fue datada como Serpujoviense. Posteriormente, CÓZAR *et al.* (2011), levantaron las secciones de Idmarrach 3, que infrayace la sección Idmarrach 2, y la sección de Idmarrach 2.

Foraminíferos

Ya a la base de la sección de Idmarrach 3 (muestra Pc3390), CÓZAR *et al.* (2011) registran los foraminíferos *Archaeodiscus* en estado *tenuis*, *Endostaffella*? sp. 1, *Eostaffella pseudostruvei* y un taxón inusual en estas asociaciones, 'Millerella' sp.. *Loeblichia ukrainica*, *Insolentitheca horrida* y *Endothyranopsis plana* se encuentran presentes en niveles más altos (muestras Pc3392, Pc3393 y Pc3357, respectivamente) pero también cercanos a la base del paquete de calizas bioclásticas

que componen la parte inferior de la sección (Fig. 8.10). En función de estos registros CÓZAR *et al.* (2011) consideraron que la sección de Idmarrach 3 era de edad Pendleense (Zona E₁, Serpujoviense inferior). Si se compara con las asociaciones de foraminíferos de la Plataforma Rusa, la base de la sección de Idmarrach 3 se correspondería con el Tarusiense-Stesheviense (Fig. 8.6), fundamentalmente por la presencia de *Neoarchaeodiscus postrugosus* (Fig. 8.10). La presencia de *Endothyranopsis plana* también sería indicativa del Serpujoviense inferior.

En la sección de Idmarrach 1, 'Turrispiroides' sp. y *Eosigmoilina* sp. se registran desde la base de la sección, en las muestras Pc2303 y Pc2304 (Fig. 8.10). CÓZAR *et al.* (2011) situaron el límite entre el Serpujoviense inferior y el Serpujoviense superior a la base de la sección de Idmarrach 1. *Globoomphalotis*? sp., y *Eostaffella postmosquensis* están presentes en las muestras Pc2307 y Pc2311, respectivamente (Fig. 8.10), y según los mismos autores su presencia implicaría un Arnsbergiense más avanzado. Si se comparan estos datos con los del norte de Inglaterra (CÓZAR & SOMERVILLE, 2015), la presencia de 'Turrispiroides' sp. y *Eosigmoilina* indicarían que en estos niveles se podría reconocer la parte superior del Serpujoviense inferior o Stesheviense superior. Si además se considera que en la muestra Pc2305 se produce el registro de *Plectostaffella varvariensisiformis* y a unos pocos metros por encima el registro de *Plectostaffella* sp. (Pc2306) y de *Eostaffella postmosquensis* (Pc2311) (Fig. 8.10), se podría asignar esta parte de la sucesión de la sección de Idmarrach 1, a la parte superior del Serpujoviense superior, es decir al subpiso Zapaltyubiense (=Arnsbergiense superior). El conodonto *Gnathodus bollandensis* (HIGGINS & BOUCKAERT) (Fig. 8.10) no se registra hasta la muestra ID1/5-3 (=Pc2322), a techo de la sección. Lamentablemente, aunque pueda asignarse una edad Zapaltyubiense para el techo de la sección gracias al conodonto *Gn. bollandensis*, al igual que sucede en la sección de Akerchi 2, las asociaciones de foraminíferos no permiten identificar un Protviense ni un Zapaltyubiense bien definidos en la sección de Idmarrach 1 por lo que sería más correcto, en función de los datos presentes, correlacionar la sección de Idmarrach 1 con los subpisos Protviense-Zapaltyubiense (Fig. 8.6).

En la sección de Idmarrach 2, CÓZAR *et al.* (2011) consideran que los registros de *Bradyina cribrostomata* (desde niveles muy próximos a su base, muestras Pc2324 y Pc2325, respectivamente), *Plectostaffella* spp. (Pc2338), *Monotaxinoides* spp., *Loeblichia minima* (en la parte media a superior de la sección, Pc2347), *Eostaffella* 'paraprotvae' (en Pc2354), y 'Turrispiroides' sp. (Pc2356) (en niveles de la parte superior de la sección) podrían emplearse en la región de Adarouch como marcadores bioestratigráficos para determinar el límite Serpujoviense inferior-Serpujoviense superior (Fig. 8.11). Además, la presencia de *Eostaffella postmosquensis* y *Globoomphalotis*? sp., señalarían un Arnsbergiense superior. En la parte inferior de la sección de Idmarrach

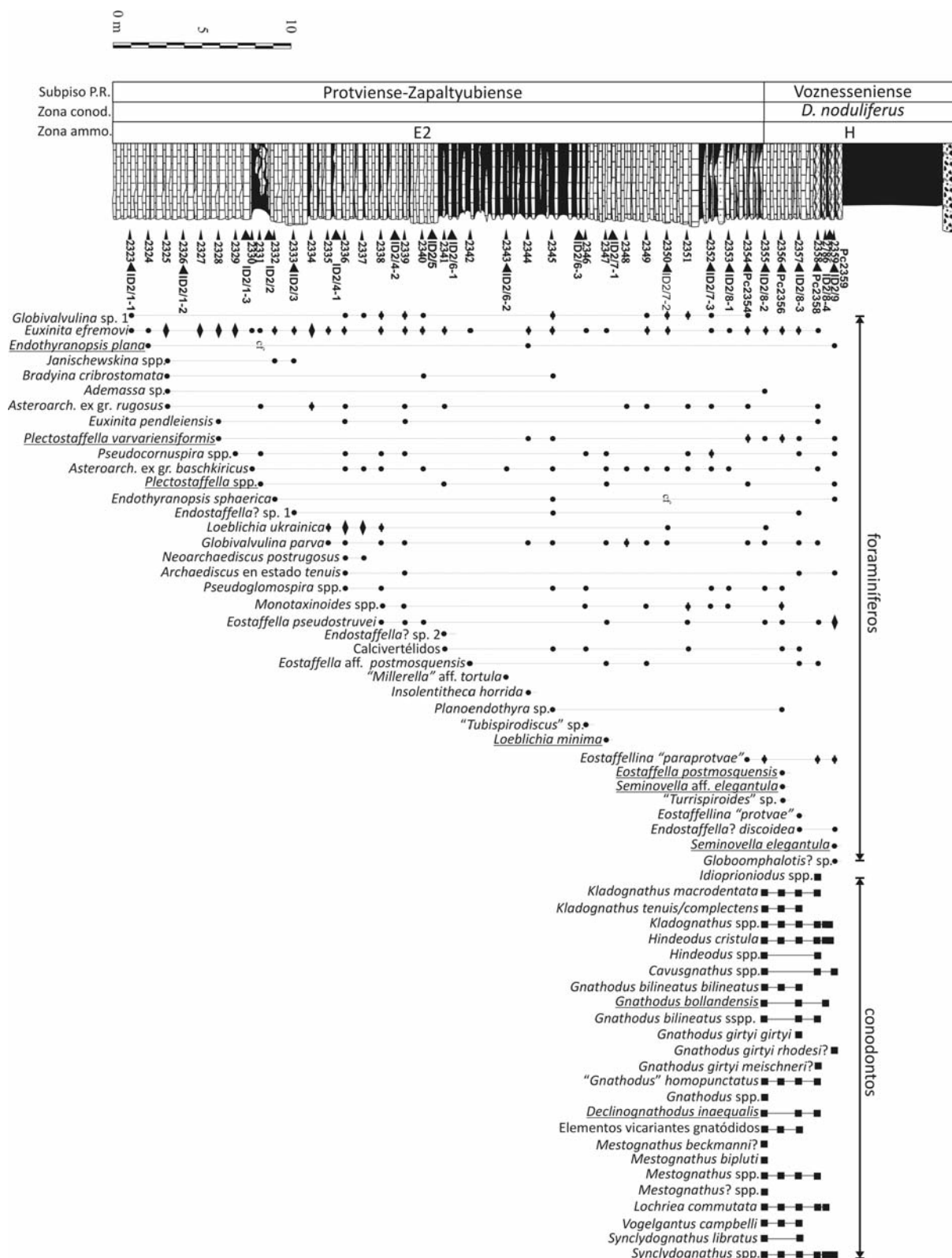


Figura 8.11.- Sección estratigráfica de Idmarrach 2 donde se muestran los rangos estratigráficos y abundancias de los foraminíferos mencionados en CÓZAR *et al.* (2011) y de los conodontos estudiados en la presente Tesis Doctoral (indicado su registro mediante cuadrados). Zona ammo.: zonas de ammonioideos propuestas en CÓZAR *et al.* (2011); Subpiso P.R.: subpisos de la Plataforma Rusa con el que podrían correlacionarse los materiales englobados en función de las asociaciones de foraminíferos presentes; D.: *Declinognathodus*. Modificada de CÓZAR *et al.* (2011).

2 se registra *Plectostaffella varvariensisformis* (Pc2328) que, junto con la presencia de *Plectostaffella* spp. (Pc2338) y *Loeblichia minima* (Pc2347) (Fig. 8.11), podrían ser indicativas de una edad Protviense-Zapaltyubiense (Fig. 8.6).

El registro de *Seminovella elegantula* en la muestra Pc2359 (Fig. 8.11), indicaría una edad Bashkiriense (Voznesseniense) para este nivel, según CÓZAR *et al.* (2011), aunque en este caso la presencia del conodonto *Declinognathodus inaequalis* (HIGGINS), que es el marcador bioestratigráfico del límite Misisípico-Pensilvánico (=Serpujoviense-Bashkiriense; LANE *et al.*, 1999), y que se registra desde la muestra ID2/8-2 (=Pc2355) (Fig. 8.11), justo por debajo del registro de *Seminovella* aff. *elegantula* sería el taxón que permitiría localizar este límite (Fig. 8.6).

Conodontos

En la sección de Idmarrach 1, se registra en el nivel ID1/5-3 *Gnathodus bollandensis* (HIGGINS & BOUCKAERT) además de taxones que ya están presentes en niveles más antiguos (Fig. 8.10). En esta parte de la sucesión podría reconocerse la Zona de *Gnathodus bollandensis* de HIGGINS (1985) (Figs. 8.6, 8.10). Esta zona se correlacionaría con la Zona de *Gn. b. bollandensis* de HIGGINS (1975) (Gran Bretaña), posiblemente con las zonas de *Gn. bollandensis* y *Gn. truyolsi* de SANZ-LÓPEZ *et al.* (2007) (Zona Cantábrica), las zonas de *Gn. truyolsi* y *Gn. postbilineatus* de NEMYROVSKA *et al.* (2011) (Zona Cantábrica), con la parte superior de la Zona de *Paragnathodus nodosus*-*Gn. bilineatus* de PERRET (1993), PERRET & WEYANT (1994) (Pirineos) (Fig. 8.1), las Zonas de *Gn. bollandensis*-*Adetognathus unicornis* y *D. n. inaequalis*-*Gn. postbilineatus* de DAVYDOV *et al.* (2010) (Ucrania), la Zona de *Gn. b. bollandensis*-*Adetognathus unicornis* y *Gn. postbilineatus* de NEMYROVSKA (1999) (Ucrania) y la Zona de *Gn. b. bollandensis* de KULAGINA *et al.* (1992, 2009, 2011) (Urales Meridionales) (Fig. 8.2).

En la sección de Idmarrach 2, no se obtuvieron elementos conodontales hasta la parte superior de la sección, donde además de taxones ya registrados en niveles más antiguos, se reconocen dos especies bioestratigráficamente muy significativas en la muestra del nivel ID2/8-2 (Fig. 8.11). Al igual que en el nivel ID1/5-3, se registra *Gnathodus bollandensis* y además *Declinognathodus inaequalis*. Ambos taxones se reconocen a nivel global, *Gn. bollandensis* para el Serpujoviense superior (Arnsbergiense o Protviense superior-Zapaltyubiense) y *D. inaequalis* para el Bashkiriense basal (Chokieriense o Voznesseniense) y definen zonas de conodontos donde son los taxones índice (Figs. 8.1, 8.2) (ver HIGGINS, 1985; WEYANT, 1985; MENÉNDEZ-ÁLVAREZ, 1991; PERRET & WEYANT, 1994; SANZ-LÓPEZ *et al.*, 2007; KULAGINA *et al.*, 2009; 2011; DAVYDOV *et al.*, 2010). A partir de la muestra ID2/8-2 se reconoce la Zona de *Declinognathodus noduliferus* y, por lo tanto, el límite Mi-

sisípico-Pensilvánico o Serpujoviense-Bashkiriense (Fig. 8.6). Esta zona se correlaciona con la zona del mismo nombre de las Islas Británicas (HIGGINS, 1975, 1985), Zona Cantábrica (SANZ-LÓPEZ *et al.*, 2007), Pirineos (PERRET, 1993; PERRET & WEYANT, 1994), Algeria (WEYANT, 1985) (Fig. 8.1), Ucrania (NEMYROVSKA, 1999) y Urales Meridionales (KULAGINA *et al.*, 1992, 2009, 2011) (Fig. 8.2). No lo hace con la Zona de *D. noduliferus* según DAVYDOV *et al.* (2010) para Ucrania porque estos autores definen una Zona de *D. n. inaequalis*-*Gn. postbilineatus* para el Zapaltyubiense superior (Serpujoviense) y no para el Voznesseniense (Bashkiriense), mientras que el declinognatódido que se reconoce en la región de Adarouch y que se considera como marcador del límite Misisípico-Pensilvánico es *D. inaequalis*, como se ha mencionado anteriormente.

Como se ha mencionado, en la muestra ID2/8-2 del nivel ID2/8, se registra *Gn. bollandensis*. Lamentablemente, debido a la falta de registro en los niveles inferiores de esta sección no ha podido reconocerse la Zona de *Gn. bollandensis*. Aún así, la correlación lito y bioestratigráfica de las secciones de Idmarrach 1 e Idmarrach 2 gracias a foraminíferos indica que la sección de Idmarrach 1 se correlaciona con gran parte de la sección de Idmarrach 2, especialmente con la parte de esta última que no tiene registro de conodontos. Esta parte de la sucesión de ambas secciones ha sido datada mediante foraminíferos como Protviense-Zapaltyubiense, por lo que posiblemente en muestreos más intensos pudieran obtenerse conodontos pertenecientes a la Zona de *Gnathodus bollandensis*.

Un hecho a destacar es la presencia conjunta en la parte superior de la sección de Idmarrach 2 de *Declinognathodus inaequalis* con gran parte de los taxones misisípicos presentes en las secciones de Tizra, Akerchi e Idmarrach que se registran desde el Viseense (Fig. 8.11) y que, según algunos autores (ALDRIDGE, 1988; HIGGINS, 1975, 1985; NEMYROVSKA, 1999), la mayoría de ellos no cruzarían el límite Misisípico-Pensilvánico. En realidad, la situación contraria se produce en varias cuencas como señalan SANZ-LÓPEZ *et al.* (2006), aunque en el grado en que ocurre en la región de Adarouch sólo se produce en Malasia (METCALFE, 1980). En Europa Occidental, por ejemplo, SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA (2013) observan que *Lochriea commutata* se registra conjuntamente con *D. inaequalis* y se extingue antes de la primera presencia de *Declinognathodus lateralis* (HIGGINS & BOUCKAERT) en el estratotipo de la Formación Barcaliente y en NEMYROVSKA *et al.* (2011), *Lochriea senckenbergica* NEMIROVSKAYA, PERRET & MEISCHNER, *Gn. bollandensis* y *Gn. postbilineatus* NIGMADGANOV & NEMIROVSKAYA superan el límite Misisípico-Pensilvánico en la sección de La Lastra (Zona Cantábrica). En Libia, kladognátidos, cavusgnátidos, gnatódidos y lochrieidos típicamente misisípicos se registran en niveles del Pensilvánico, documentado por la presencia de distintas especies de *Declinognathodus* (WEYANT & MASSA, 1985) y en la Cuenca de Ahnet-

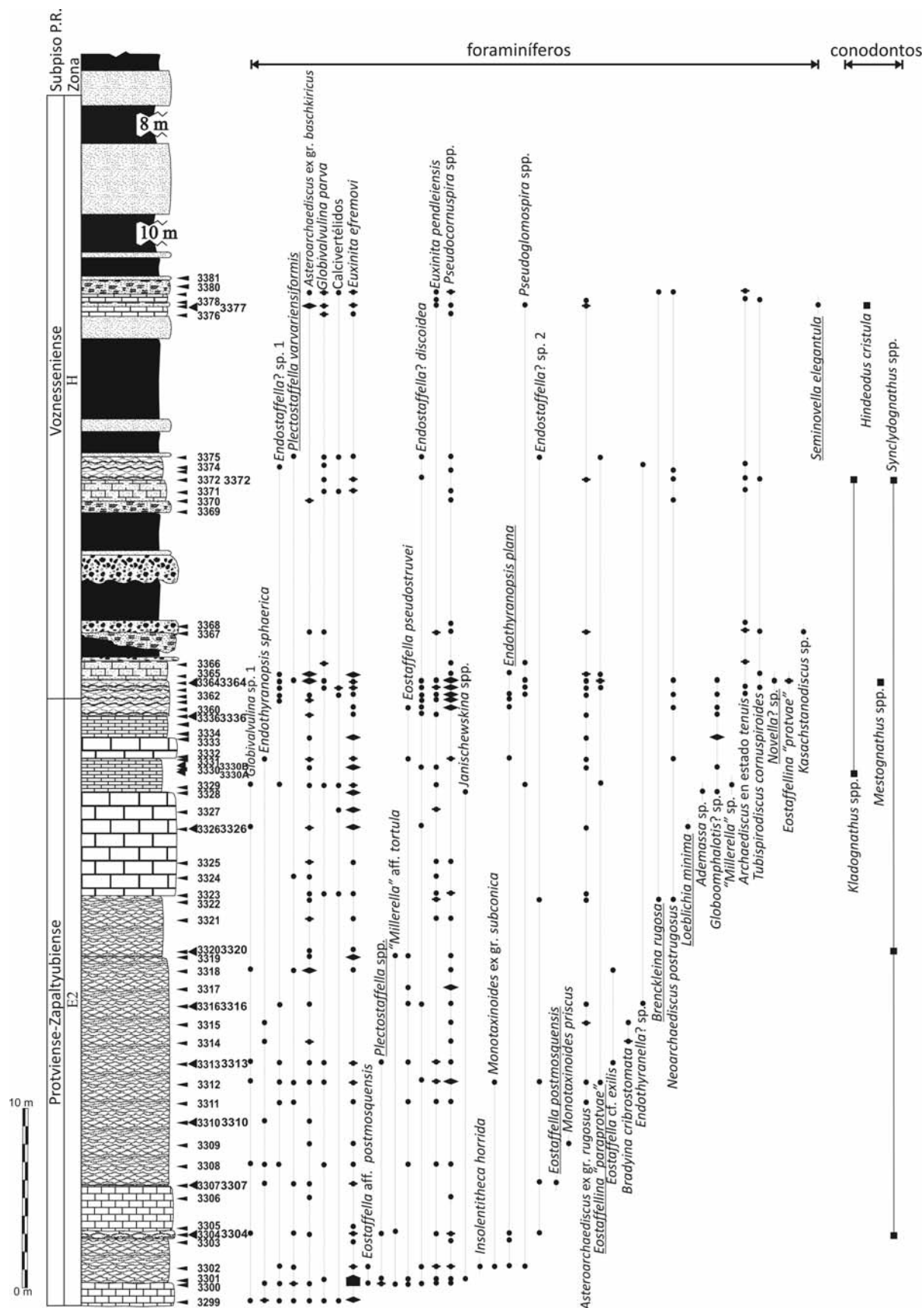


Figura 8.12.- Sección estratigráfica de Tírhela donde se muestran los rangos estratigráficos y abundancias de los foraminíferos mencionados en CÓZAR *et al.* (2011) y de los conodontos estudiados en la presente Tesis Doctoral (indicado su registro mediante cuadrados). Zona: zona de ammonioideos propuestos en CÓZAR *et al.* (2011); Subpiso P.R.: subpisos de la Plataforma Rusa con el que podrían correlacionarse los materiales englobados en función de las asociaciones de foraminíferos presentes. Modificada de CÓZAR *et al.* (2011).

Moudir WENDT *et al.* (2009) registran en dos muestras ejemplares de *Cavusgnathus navicula*, *Mestognathus bipluti*, *Gn. bollandensis* y *L. commutata*, junto con *D. noduliferus*. Tradicionalmente, el límite Misisípico-Pensilvánico en la Cuenca de Béchar se consideraba que estaba dentro del Miembro Inferior de la Fm Tagnana. Según este concepto, las faunas del Misisípico no cruzarían el límite Misisípico-Pensilvánico, pero recientemente, en función de las asociaciones de foraminíferos y de la litoestratigrafía de esta formación, se ha propuesto que dicho límite se localice por debajo de la Fm Tagnana, en la Formación Djenien (CÓZAR *et al.* 2015b). Si este es el caso, entonces también en la Cuenca de Béchar se registran taxones misisípicos de conodontos en el Pensilvánico, tales como lochrieidos, gnatódidos y *Cavusgnathus navicula* (WEYANT, 1985). En la Cuenca del Donets, en la sección de Zhelvakoya, NEMYROVSKA (1999) sitúa el límite del Misisípico-Pensilvánico en la caliza D₅⁸ superior, con la presencia *D. noduliferus* s.l. y en la caliza oolítica D₅⁹ registra *L. commutata* y *Neoprioniodus singularis* s.f. (HASS), aunque considera que pueden encontrarse reelaborados (NEMYROVSKA, 1999; NEMYROVSKA *et al.*, 2011). En la sección de Kalmius (NEMYROVSKA, 1999) también se registran *L. commutata*, *Gn. postbilineatus* y *L. ziegleri* junto con *D. noduliferus* y *D. lateralis*. Incluso en secciones de aguas profundas como en la de Aksu en Tien Shan (Uzbekistán), NIGMADGANOV & NEMIROVSKAYA (1992) registran *Gn. bilineatus bilineatus*, *Gn. bilineatus bollandensis*, *Paragnathodus commutatus* (= *Lochriea commutata*), *Pa. aff. commutatus*, *Gn. postbilineatus* y *Pa. nodosus* (= *Lochriea nodosa*) en materiales más modernos que el límite Misisípico-Pensilvánico. Otro ejemplo se encuentra en las secciones de Muradymovo y Verkhnyaya Kardailovka en los Urales Meridionales, donde KULAGINA *et al.* (1992) registran numerosas especies de *Lochriea* (= *Paragnathodus* en su trabajo), subespecies de *Gnathodus bilineatus* e, incluso, *Cavusgnathus unicornis* y *Mestognathus bipluti* en la Zona de *D. noduliferus*, alcanzando muchos de estos taxones misisípicos la parte superior de esta zona, encontrándose junto con *D. lateralis*. En China (WANG & QI, 2003), son diversos los taxones que se registran conjuntamente con *D. lateralis* y *D. noduliferus* y que incluso extienden su rango dentro de la Zona de *D. noduliferus*, como *Gn. bilineatus bollandensis*, *Gn. bilineatus bilineatus*, *L. commutata*, *L. nodosa* y *L. mononodosa*. *L. multinodosa* (WIRTH) incluso no se registra hasta esta última zona de conodontos. La caliza Panching en Malasia ya es considerada como pensilvánica desde su base, reconociendo METCALFE (1980) la Zona de *Idiognathoides noduliferus-Streptognathodus lateralis* de HIGGINS (1975) que, posteriormente HIGGINS (1985) renombró como Zona de *Declinognathodus noduliferus* debido a la presencia de *D. noduliferus inaequalis* y *D. noduliferus noduliferus* desde su base. Dentro de esta zona, METCALFE (1980) reconoce diversos taxones misisípicos, como *Syncladognathus*, *Gn. bilineatus*, subespecies de *Gn. girtyi*, especies de *Lochriea* y *Vogelgnathus*, representando una asociación muy diversa de taxones misisípi-

cos en materiales pensilvánicos como la que está presente en la parte superior de la sección de Idmarrach 2 (Fig. 8.11).

Formación Tihela

A esta formación se le asignó una edad Viseense superior-Serpujoviense por BERKHLI y VACHARD (2002) quienes la describieron por primera vez.

Foraminíferos

En CÓZAR *et al.* (2011) se indica que *Plectostaffella* spp. está presente desde los niveles basales de la formación, (muestra Pc3300), y *Eostaffellina 'paraprotvae'* y *Bradyina cribrostomata*, están presentes desde niveles más modernos en la parte inferior de la sección (muestras Pc3312 y Pc3314) (Fig. 8.12). Para CÓZAR *et al.* (2011) los marcadores bioestratigráficos de un Arnsbergiense (E₂) avanzado son: *Eostaffella postmosquensis*, ya en la muestra Pc3307 (aproximadamente a 6,5 m de la base) y *Globoomphalotis?* sp., a nivel regional, en la parte media de la sección (Pc3328). En función de estos registros, CÓZAR *et al.* (2011) adscribieron la mitad inferior de la sección de la Formación Tihela al Serpujoviense superior (Arnsbergiense, E₂). Si se comparan nuevamente estas asociaciones de foraminíferos con las de la Plataforma Rusa y con las facies someras del norte de Inglaterra (CÓZAR & SOMERVILLE, 2015), se observa que *Plectostaffella varvariensisformis* (Pc3299), *Eostaffellina 'paraprotvae'* (Pc3312), *Plectostaffella* spp. y *Eostaffella postmosquensis* se registran en la parte basal de la sección y que junto con *Brenckleina rugosa* (Pc3322) (Fig. 8.12), es una asociación que podría corresponderse con un Protviense-Zapaltyubiense (Fig. 8.6).

En la muestra Pc3364, hacia la mitad de la sección, se registra por primera vez el foraminífero *Novella?* sp. y en los niveles superiores, en concreto en el último paquete calcáreo que se reconoce en esta sección, *Seminovella elegantula* (Fig. 8.12). CÓZAR *et al.* (2011) indican que *Novella* sólo se reconoce en el Bashkiriense en Ucrania según VACHARD & MASLO (1996) y MASLO & VACHARD (1997). CÓZAR *et al.* (2011) mencionan que HARRIS *et al.* (1997) registraron un ejemplar que también describieron como *Novella?* sp. muy similar al de Adarouch, 16 m por debajo del límite Serpujoviense-Bashkiriense del Lisbourne Group en Alaska, pero que BAESEMAN *et al.* (1998), estudiando los mismo niveles sólo reconocieron *Novella* sp. en el Bashkiriense. Ambos taxones permitirían adscribir la mitad superior de la sección al Bashkiriense (Chokieriense, Zona de ammonoideos H) según CÓZAR *et al.*, (2011) y situar el límite del Misisípico-Pensilvánico y Serpujoviense-Bashkiriense, por debajo de la muestra Pc3364, donde se produce el primer registro de *Novella?* sp (Fig. 8.12). Esta localización viene corroborada por el inicio de la sedimentación deltaica (a partir de la muestra Pc3366), que es característica de la regresión del Bashkiriense en esta cuenca y que también se reconocen a techo de la

sección de Idmarrach 2 y, por el registro de *Seminovella elegantula* en la muestra Pc3378 (Fig. 8.12), en los pocos niveles calcáreos que precipitan entre las facies deltaicas y que caracterizan los periodos más estables tectónicamente. En función de lo anterior, el Voznesse-niense (Bashkiriense) podría reconocerse por debajo de la muestra Pc3364 (Fig. 8.6).

Conodontos

La sección de Tírhela no presenta unas asociaciones de conodontos abundantes ni diversas. Se reconocen taxones como *Kladognathus* pp., *Hindeodus cristula*, *Mestognathus* spp. y *Syncladognathus* spp., además de unos pocos fragmentos no identificables que no se han considerado como relevantes bioestratigráficamente (Fig. 8.12).

Cuenca de Tindouf (sur de Marruecos)

CÓZAR *et al.* (2014a, b, c) estudiaron en detalle las asociaciones de foraminíferos de esta cuenca. Las asociaciones de las secciones en los alrededores de Tinguiz Remz (Fig. 8.13) son muy abundantes y diversas como mencionan los autores, por lo que decidieron agrupar en nomenclatura abierta aquellas especies con amplios rangos estratigráficos en el Misisípico y que no suelen aportar información bioestratigráfica relevante (i.e. especies pertenecientes a los géneros *Consobrinella*, *Earlandia*, *Pseudotaxis*, *Endothyra*, *Mediocris*, *Palaeotextularia*, *Plectogranopsis* y *Pseudoammodiscus*). Debido a esto, en este apartado sólo figuran aquellos taxones que son significativos desde el punto de vista bioestratigráfico. Aquellas especies cuya distinción taxonómica ha sido complicada de establecer también han sido referidas en nomenclatura abierta (CÓZAR *et al.*, 2014a). Toda la información relativa a las asociaciones de foraminíferos y conodontos desarrollada en este apartado viene referida a los trabajos de CÓZAR *et al.* (2014a, c).

Foraminíferos

El primer intervalo bioestratigráfico que reconocen CÓZAR *et al.* (2014a) está definido por las asociaciones de foraminíferos de las capas 2 hasta la D. Dentro de estas asociaciones destacan los *Archaeodiscus* en estado *angulatus* (*sensu* CONIL *et al.*, 1980), con una pared microgranular reducida y que muchos autores incluyen dentro de *Betpakodiscus* (Fig. 8.13). Esta característica en las formas en estado *angulatus* se alcanza en la base del Viseense superior (=Asbiense inferior; subzonas Cf6a-β de CONIL *et al.*, 1980, 1991) aunque estas formas se vuelven relativamente comunes en el Asbiense superior (Subzona de foraminíferos Cf6γ) (CONIL *et al.*, 1980; JONES & SOMERVILLE, 1996; CÓZAR & SOMERVILLE, 2004; SOMERVILLE & CÓZAR, 2005). CÓZAR *et al.* (2014a) también señalan la presencia inusual de *Archaeodiscus* ex gr. *karreri* CONIL & LYS que suele emplearse como marcador de la parte superior del Viseense superior (Brigantiense, Cf6δ) aunque puede reconocerse de

forma excepcional desde el Asbiense inferior terminal (Cf6γ terminal o subzona Cf6γ2 de JONES & SOMERVILLE, 1996; CÓZAR & SOMERVILLE, 2004). Otros registros que pueden ser indicativos del Asbiense superior corresponden a los taxones *Neoarchaediscus* (presencia escasa y rara), *Nodasperodiscus*, *Pseudoendothyra sublimis* SHLYKOVA, *Omphalotis omphalota* (RAUSER-CHERNOUSOVA & REITLINGER) y *Globoendothyra globulus* (EICHWALD) (CONIL *et al.*, 1980; CÓZAR & SOMERVILLE, 2004; CÓZAR *et al.*, 2008a). CÓZAR *et al.* (2014a) consideran que el intervalo entre las capas 2 y D (Formación Be-taina) debería adscribirse al Asbiense superior (Zona de ammonoideos B₂).

El segundo intervalo bioestratigráfico que puede reconocerse es el definido a partir de las asociaciones de foraminíferos de la capa E (CÓZAR *et al.*, 2014a) ya que las capas de caliza F y G se encuentran parcialmente dolomitizadas y los foraminíferos son escasos y poco significativos bioestratigráficamente. En la capa E aumenta la abundancia de foraminíferos y en concreto de *Archaeodiscus* en estado *angulatus*, *Pseudoendothyra sublimis*, *Globoendothyra globulus*, *Neoarchaediscus* [destacando la primera presencia de *N. akchimensis* (GROZDILOVA & LEBEDEVVA)], de especies de *Eostaffella* [junto con el primer registro de *E. mosquensis* VISSARIONOVA, *E. parastruvei* (RAUSER-CHERNOUSOVA), *E. proikensis* (RAUSER-CHERNOUSOVA), *E. aff. exilis* GROZDILOVA & LEBEDEVVA] y de *Endothyranopsis* [incluyendo la primera presencia de *E. crassa* y *E. pechorica* (RAUSER-CHERNOUSOVA)]. En este nivel también se produce el primer registro de *Protoinsolentithea fundamenta* VACHARD & CÓZAR, *Vissarionovella tujmasensis* (VISSARIONOVA) y *V. donezelli* CÓZAR & VACHARD. CÓZAR *et al.* (2014a) asignan esta asociación y, por tanto la capa E, al Brigantiense inferior (Zona P₁) ya que, aunque señalan la ausencia de marcadores del Brigantiense, las abundancias relativas de los distintos taxones y el cambio tan drástico en la asociación respecto a la del intervalo inferior, son característicos de asociaciones de foraminíferos del Brigantiense antes que las del Asbiense superior, como también observaron SOMERVILLE & CÓZAR (2005) y CÓZAR *et al.* (2008a).

La capa H también se encuentra parcialmente dolomitizada, fundamentalmente en su base. CÓZAR *et al.* (2014a) consideran que la capa H ya sería Brigantiense superior debido al abundante registro de archaeodiscoides estelados, en especial de *Neoarchaediscus* [con el primer registro de *Neoarchaediscus incertus* (GROZDILOVA & LEBEDEVVA), *N. parvus* (RAUSER-CHERNOUSOVA), *N. aff. postrugosus* (REITLINGER)] y *Asteroarchaediscus* (con el primer registro de *A. bashkiricus*), y también por *Planospirodiscus*, que ocasionalmente suele emplearse como marcador del Brigantiense superior (Zona P₂) (como, por ejemplo, para MAMET, 1974; CÓZAR *et al.*, 2008a, 2010, 2011). El pequeño lentejón calcáreo H2 ha proporcionado ejemplares de *Planospirodiscus* spp., así como el primer registro de *Euxinita efremovi* (VDOVENKO & BRAZHNIKOVA) y de *Ade-massa inuncta* VACHARD. La capa I presenta una asocia-

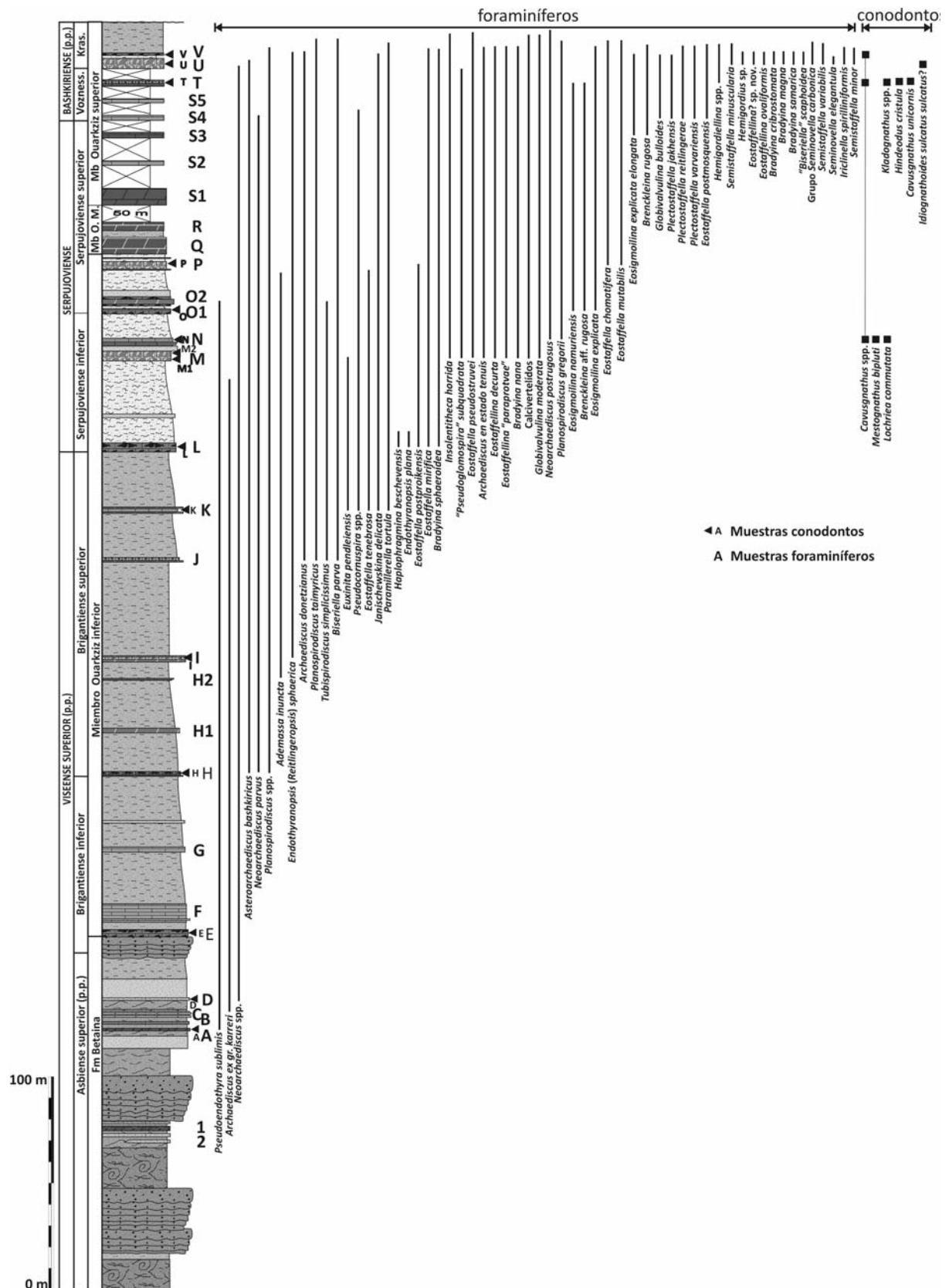


Figura 8.13.- Sección estratigráfica compuesta de Tinguiz Remz (Cuenca de Tindouf) donde se indican los rangos estratigráficos y abundancias de los foraminíferos registrados en CÓZAR *et al.* (2014a) y de los conodontos estudiados en la presente Tesis Doctoral (indicado su registro mediante cuadrados). Kras.: Krasnopolyaniense; M.: Medio; O.: Ouarkiz; Vozness.: Voznesseniense.

ción de foraminíferos similar a la de la capa H. Cabe destacar el registro de *Endothyranopsis* (*Reitlingeropsis*) *sphaerica* (Fig. 8.13). CÓZAR *et al.* (2014a) la continúan adscribiendo al Brigantiense superior.

La capa J presenta su base y techo dolomitizados por lo que las asociaciones de foraminíferos fueron obtenidas en el horizonte calcáreo central. En esta capa destaca dentro de la asociación de foraminíferos la primera presencia de *Planospirodiscus taymiricus* (SOSSIPATROVA), que además son muy abundantes, *Asteroarchaediscus rugosus* (REITLINGER), *Tubispirodiscus simplicissimus* BROWNE & POHL, *Archaediscus donetzianus* SOSNINA y *Biseriella parva*. CÓZAR *et al.* (2014a) datan esta asociación como parte superior del Brigantiense superior o Brigantiense terminal (P_{2c}) gracias a la presencia de *Pl. taymiricus*, *T. simplicissimus* y archaeodiscidos evolucionados, como *Archaediscus donetzianus* (Fig. 8.13).

En la capa K se registran hasta 34 primeras presencias de nuevos taxones de foraminíferos, de los que hay que destacar diversas especies de *Janischewskina*, (entre ellas *Janischewskina typica* MIKHAILOV, *J. delicata*), *Parajanischewskina brigantiensis* CÓZAR & SOMERVILLE, 2006, *Paramillerella tortula* (ZELLER), *Euxinita pendleiensis*, *Eostaffella tenebrosa* VISSARIONOVA, *Pseudocornuspira* sp. y *Archaediscidae* nuevo género (Fig. 8.13). La mayoría de los taxones son marcadores del Brigantiense superior según CÓZAR *et al.* (2014a), CONIL *et al.* (1980), POTY *et al.* (2006) y CÓZAR *et al.* (2011), siendo algunos de ellos considerados del Brigantiense terminal. En esta capa dos registros que resultan interesantes son los del *Janischewskina delicata* y *Paramillerella tortula*. Como señalan CÓZAR *et al.* (2014a) estos taxones fueron considerados como marcadores del Serpujoviense en Rusia (GIBSHMAN 2001, 2003; KULAGINA *et al.*, 2009, 2011; ALEKSEEV *et al.*, 2004), aunque recientemente, GIBSHMAN *et al.* (2009) reconocieron estos dos taxones en el Veneviense medio, en concreto en el mismo nivel en el que se registra *Lochriea zieglerei*. Según CÓZAR *et al.* (2014a) este registro en la Cuenca de Moscú concuerda con el registro en la Cuenca de Tindouf, en materiales del Brigantiense terminal y, por lo tanto, pre-serpujovienses.

Las asociaciones de las capas L y M son muy similares, contándose entre ambas 41 nuevos taxones de foraminíferos (CÓZAR *et al.*, 2014a). Dentro de los nuevos taxones en la capa L destacan: *Haplophragmina beschevensis*, *Eostaffella mirifica*, *E. postproikensis*, *Bradyina sphaeridea* PUTRYA y *Endothyranopsis plana* (Fig. 8.13). Todos estos taxones se han empleado para reconocer el Serpujoviense y el Tarusiense de la Plataforma Rusa (LYS, 1979, 1985, MAMET *et al.*, 1994; GIBSHMAN, 2001, 2003; BRECKLE & MILKINA, 2003; CÓZAR *et al.*, 2008a, 2011; GIBSHMAN *et al.*, 2009).

En la capa M se registran por primera vez *Globivalvulina moderata* REITLINGER, *G. paraeogranulosa* CÓZAR & SOMERVILLE, calcivertélicos, *Archaediscus* en estado

tenuis, *Archaediscus angulatus* SOSNINA, *Bradyina nana* POTIEVSKAYA, *Pseudoendothyra globosa* ROZOVSKAYA, *Insolentithea horrida*, *Pseudoglomospira? subquadrata* POTIEVSKAYA & VAKARCHUK, *Eostaffella pseudostruvei*, *E. angusta* KIREEVA, *E. acutiformis* KIREEVA, y *Eostaffellina* de los grupos *E. decurta* y *E. 'paraprotvae'*. Estos taxones son también típicos del Serpujoviense inferior según CÓZAR *et al.* (2014a), aunque los primeros ejemplares de *Eostaffellina* y *Globivalvulina*, así como *Bradyina nana* podrían indicar un Serpujoviense inferior más avanzado. Estas asociaciones siguen siendo indicativas de un Tarusiense (CÓZAR *et al.*, 2014a).

En las capas N, O y P disminuye de forma progresiva la abundancia y diversidad de las asociaciones de foraminíferos. Este hecho puede deberse, fundamentalmente, a la dolomitización de estos niveles, aunque CÓZAR *et al.* (2014a) tampoco descartan que sea en parte debido a factores biológicos. En estas capas se reconocen 15 nuevos taxones, de los cuales hay que destacar, en la capa N, el primer registro de *Planospirodiscus gregorii* (DAIN), *P. gregorii acutiformis* (GRODZILOVA) y *Neoarchaediscus postrugosus* y *N. borealis* (REITLINGER). Para LYS (1979) *Planospirodiscus gregorii* era indicativo del Serpujoviense superior, aunque CÓZAR *et al.* (2014a) siguen considerando la capa N como Serpujoviense inferior ya que para estos autores como para CÓZAR *et al.* (2008b, 2010), o MAMET (1970) y HALLET (1971), es indicativo del Brigantiense superior. La capa O presenta los nuevos registros de *Brenckleina* aff. *rugosa* (BRAZHNIKOVA), *Eosigmoilina explicata* GANELINA y *Eosigmoilina namuriensis* (DAIN), mientras que en la capa P se reconoce *Eostaffella chomatifera* KIREEVA y *E. mutabilis* RAUSER-CHERNOUSOVA. La diversidad de las especies de *Eosigmoilina* y *Brenckleina* junto con la presencia de *Eostaffellina* permitirían considerar la capa O como Serpujoviense superior, siendo una asociación típica del subpiso Protviense (CÓZAR *et al.*, 2014a). Esta asociación también es característica de la caliza Crag Limestone del norte de Inglaterra, de edad Protviense (CÓZAR & SOMERVILLE, 2015). Así, el intervalo entre la capa L y base de la capa O se podría correlacionar con los subpisos Tarusiense-Stesheviense del esquema cronestratigráfico de la Plataforma Rusa.

Las asociaciones de foraminíferos más pobres en diversidad y abundancia se encuentran entre las capas Q y S5, fundamentalmente porque las capas Q y R están fuertemente dolomitizadas, mientras que las otras capas son calizas micriticas laminares donde los foraminíferos están virtualmente ausentes (CÓZAR *et al.*, 2014a). Los pocos nuevos registros que se producen lo hacen en escasas bandas bioclásticas de las calizas que no se hallan dolomitizadas. En este intervalo se registran por vez primera: *Brenckleina rugosa* (capa S3), y en la capa S4, *Plectostaffella reitlingerae* GROVES, *P. varvariensis*, (BRAZHNIKOVA & POTIEVSKAYA), *P. jakhensis* (REITLINGER), *Globivalvulina bulloides*, *Archaediscus variabilis* REITLINGER, *Endothyranopsis* (*Reitlingeropsis*) sp. 2 y *Eostaffella postmosquensis*. Todos estos taxones suelen encontrarse

asociados en materiales del subpiso Voznesseniense, es decir, de la parte basal del piso Bashkiriense según CÓZAR *et al.* (2014a) y como también indican AIZENVERG *et al.* (1979a), LYS (1985), VACHARD & MASLO (1996), EINOR (1996) y KULAGINA *et al.* (2001, 2009). El intervalo de la sucesión comprendido entre las capas O por debajo de la capa S4, podría adscribirse al Protviense-Zapaltubiense.

La capa T es una caliza micropeloidal laminada, donde la diversidad de foraminíferos es muy baja, donde sólo predomina *Hemigordiellina* y que se corresponde con facies supramareales (CÓZAR *et al.*, 2014a). En las capas U y V aumenta la abundancia de foraminíferos y se registran 27 nuevos taxones (CÓZAR *et al.*, 2014a), de los cuales los principales se encuentran indicados en la Figura 8.13. De todos ellos cabe destacar, *Semistaffella elegantula*, *S. variabilis* (RETILINGER), *Pseudostaffella* y *Varistaffella*. *Seminovella elegantula* es indicativa del Voznesseniense (ver CÓZAR *et al.*, 2011) pero, según CÓZAR *et al.* (2014a), el registro de *S. variabilis* es indicador del Krasnopolyaniense (Bashkiriense), taxón del que es marcador, al igual que señalan otros autores (SEMICHATOVA *et al.*, 1979a, b; VACHARD & MASLO, 1996; KULAGINA *et al.*, 2001, 2009; KULAGINA & SINITSYNA, 2003). CÓZAR *et al.* (2014a) señalan que *Pseudostaffella* y *Varistaffella* no se registran hasta el subpiso Severokeltmiense (=Akavassiense en los Urales Meridionales), ya en el Bashkiriense inferior avanzado (KULAGINA *et al.*, 2003) y que, aunque no se registran estos taxones, sí lo hacen formas transicionales a ellos. De hecho, una de ellas que es transicional a *Pseudostaffella* es muy similar a *Eostaffellina*? sp. A (CÓZAR *et al.*, 2014a, Fig. 13h) descrita por CÓZAR & SOMERVILLE (2015, Fig. 10h). *Eostaffellina*? sp. A presenta chomata mejor desarrollados, una pared trilaminar poco marcada y zonas umbilicales más profundas, caracteres similares a los fusulinidos *Plectostaffella* y *Varistaffella* (KULAGINA & SINITSYNA, 2003) que, junto con *Eostaffellina charactensis*, permitió a CÓZAR & SOMERVILLE (2015) señalar la posible presencia del Voznesseniense desde la Upper Fell Top Limestone en el norte de Inglaterra.

Por último, la capa V destaca por un gran empobrecimiento en las faunas de foraminíferos, registrándose únicamente *Brenckleina* aff. *rugosa* forma 2 como taxón nuevo.

Conodontos

En la capa N se registran los conodontos *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL), *Mestognathus bipluti*

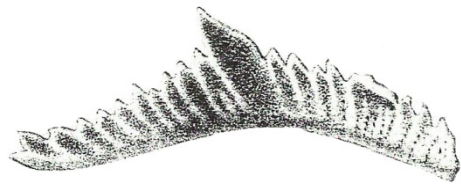
HIGGINS, un fragmento de elemento S de *Kladognathus* sp. y un fragmento de elemento P₁ de *Cavusgnathus* spp. En esta capa sólo se obtienen unos pocos ejemplares. Todos ellos presentan su primer registro, como se ha visto para la región Adarouch, en materiales muchos más antiguos que el Serpujoviense superior.

La capa T, de edad Bashkiriense (Voznesseniense) presenta una asociación de conodontos muy pobre en diversidad y abundancia, con sólo unas pocas presencias. En esta capa se registran *Cavusgnathus unicornis* YOUNGQUIST & MILLER e *Hindeodus cristula*, así como elementos vicariantes M y S de *Cavusgnathus* spp., *Kladognathus* spp. Como se puede observar, estos taxones cruzan el límite Serpujoviense-Bashkiriense o Misisípico-Pensilvánico. Este hecho, aunque no muy común en todas las secciones donde se registren conodontos y donde se encuentre presente este límite, se documenta en varias zonas del mundo, siendo una de ellas la región de Adarouch en la Meseta Central de Marruecos. En esta zona, en la parte superior de la sección de Idmarrach 2, se documenta una asociación de conodontos misisípicos muy abundante y diversa en materiales pensilvánicos.

La edad Bashkiriense inferior avanzado (Krasnopolyaniense, Zona R₁) de la capa U no sólo puede deducirse por las asociaciones de foraminíferos, sino que también se ve confirmada por la presencia del conodonto *Idiognathoides sulcatus sulcatus*? HIGGINS & BOUCKAERT (Fig. 8.8). La especie *Ids. sulcatus* se registra en el Voznesseniense terminal en la Cuenca del Donets (NEMYROVSKA, 1999), el Kinderscoutiense en la región de los Pennines en el N de Inglaterra (HIGGINS, 1975, 1985), el Bashkiriense inferior de la Cantábrica (NEMYROVSKA *et al.*, 2011) y Piso Luosuan (=Bashkiriense) en el sur de China (WANG & QI, 2003). De hecho, NEMYROVSKA *et al.* (2011) mencionan que el registro de *Idiognathoides* en facies someras se produce dentro de la Zona de *Reticuloceras* (Krasnopolyaniense-Severokeltmiense).

En la capa V sólo se obtuvo un elemento M de tipo neoprioniodínido, perteneciente posiblemente a *Cavusgnathus* sp. o incluso a *Adetognathus* sp. Este último género es el característico en el Bashkiriense y no *Cavusgnathus*, aunque su primer registro se produce desde el Arnsbergiense superior (HIGGINS, 19875, 1985; y otros), pero en la sección de Tinguiz Remz no se han identificado elementos P₁ de *Adetognathus*.

9.- PALEOECOLOGÍA



Ctenognathus verneuilli PANDER (1856,
p. 32, Tab. 2A, fig. 16)

9. PALEOECOLOGÍA

La mayoría de los estudios realizados sobre conodontos a partir de su descubrimiento fueron enfocados hacia la taxonomía, evolución y bioestratigrafía. Como señala VON BITTER (1972), a partir de los años 50 y principios de los 60 del pasado siglo muchos autores (ZIEGLER, 1960; COLLINSON, 1963; MÜLLER, 1962) consideraban que aunque se observasen variaciones en la diversidad y abundancia en la distribución de diversos taxones de conodontos en función de la litología, al haberse encontrado elementos conodontales en distintos tipos de facies, su distribución no estaba controlada por factores ambientales asociados a unas facies determinadas.

A partir de la década de los 60, los estudios sobre control ambiental en conodontos comienzan a cobrar mayor importancia, y diversos autores observan que, en realidad, la distribución de los conodontos (su diversidad, abundancia y presencia o ausencia) se encuentran controladas por los factores ambientales que caracterizan los distintos medios sedimentarios de la cuenca donde se registran y que, incluso, como menciona VON BITTER (1972) este hecho se puede reconocer en diversas épocas geológicas (DRUCE, 1970; GLOBENSKY, 1967; SEDDON, 1970; VON BITTER, 1972, 1976). Desde entonces, trabajos como los de REXROAD (1981), REXROAD & HOROWITZ (1990), BROWN *et al.* (1991), KRUMHARDT *et al.* (1996), STONE (1991), REXROAD & MERRILL (1996) y SKOMSPKI (1996), entre otros, han contribuido a un mayor conocimiento de la distribución de los distintos taxones de conodontos del Carbonífero en función de las facies sedimentarias donde se encuentran representados.

La reconstrucción de sus modos de vida, preferencias ecológicas, etc. se basa en caracteres observados en las asociaciones biológicas y en su relación con los materiales en que se hallan. A este respecto, SWEET (1988) llama la atención sobre la falta de un consenso sobre ciertos aspectos de la paleoecología de este grupo, de forma que el papel de los elementos conodontales a la hora de inferir las condiciones paleoecológicas del ambiente en que se depositaron no es tan importante como el papel que juegan las características de las litologías de esos ambientes para interpretar los nichos ocupados por los distintos taxones de este grupo fósil.

Un aspecto importante del hecho de conocer los condicionantes paleoecológicos de los distintos taxones y su distribución en función de éstos en los diversos medios sedimentarios radica en que estos factores son fundamentales a la hora de realizar un estudio bioestratigráfico. La ausencia de un taxón en una determinada muestra puede no deberse a que exista una ausencia real de ese taxón en la cuenca para un período determinado sino que el medio representado por la muestra estudiada no sea el más favorable para la presencia de ese taxón en concreto. De hecho, algunas zonas bioestratigráficas regionales establecidas para conodontos del Carbonífero se

encuentran diferenciadas en función de las asociaciones registradas dependiendo de si la fauna es de aguas profundas o someras (p. ej. VARKER & SEVASTOPULO, 1985)

9.1.- Modo de vida y modelos paleoecológicos

A día de hoy, se ha alcanzado un consenso generalizado sobre el carácter nectónico de los conodontos como señala SWEET (1988). En cambio, siguen existiendo diversas posturas en lo referente a la relación con el sustrato de los distintos taxones de conodontos y a su distribución en la columna de agua, es decir, en la distinción entre un modo de vida pelágico y/o bentónico para este grupo fósil.

POHLER & BARNES (1990), realizaron una síntesis de los distintos modelos paleoecológicos establecidos por diversos autores (Figura 9.1). Estos autores señalan que, debido a que en un principio se consideraba a gran parte de las especies de conodontos como pelágicas, en los primeros modelos elaborados la distribución de los distintos taxones de conodontos se encontraba explicada en función de la columna de agua, prestándole poca atención a su relación con el sustrato. Posteriormente, se comenzó a tener en cuenta el sustrato, al asumirse que también habían especies nectobentónicas.

Modelo pelágico

SEDDON & SWEET (1971) sugirieron un modo de vida pelágico y nectónico, cuya distribución era independiente de las condiciones del sustrato. Explicaban así el hecho de encontrar conodontos en cierto tipo de pizarras negras que contenían exclusivamente fósiles de organismos pelágicos, debido a que se acumularon en el sustrato bajo condiciones anóxicas, que impedían el desarrollo de fauna bentónica. A partir de la distribución de dos géneros del Ordovícico medio y superior, *Plectodina* y *Phragmodus*, y de dos géneros del Devónico superior, *Icriodus* y *Palmatolepsis* (Figs. 9.1A, B), provenientes de colecciones obtenidas en Norteamérica y Australia, respectivamente, SEDDON & SWEET (1971) desarrollaron un modelo paleoecológico (Figs. 9.1A, B), explicando la existencia de una distribución vertical de estos taxones en la columna de agua. Según estos autores, el límite entre las dos biofacies reconocidas en las asociaciones del Ordovícico y del Devónico, representaba una barrera biológica en un único sentido que aislaba una fauna de aguas profundas (*Phragmodus* y *Palmatolepsis*), con otra coexistente de aguas someras (*Plectodina* e *Icriodus*). El problema que hallaron fue que a partir del estudio de las muestras, observaron la existencia de una segregación lateral de las biofacies que no coincidía, en principio, con el modo de vida pelágico propuesto por los autores, ya que deberían haber presentado una distribución lateral más o menos uniforme.

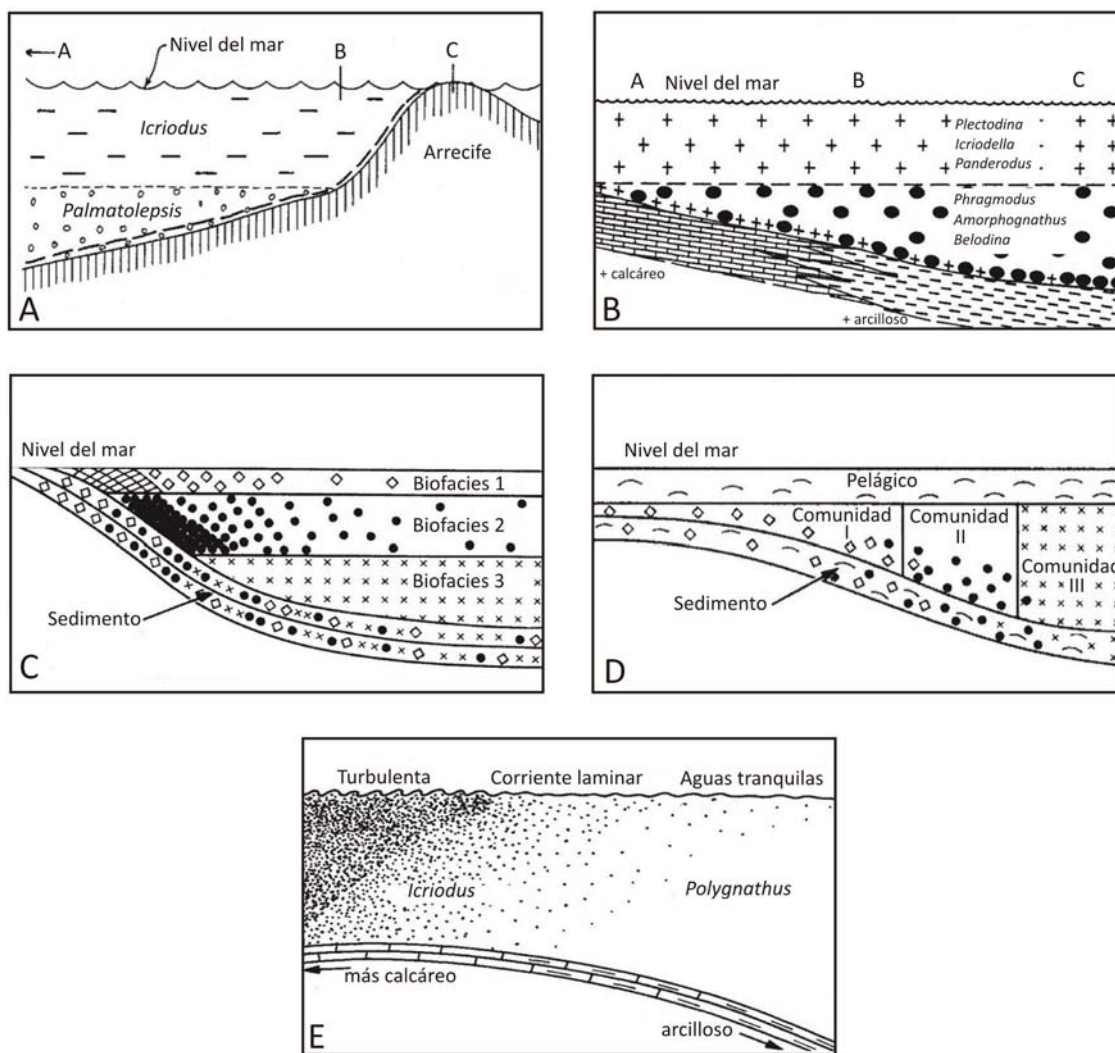


Figura 9.1.- Modelos paleoecológicos. A). Modelo de estratificación vertical propuesto por SEDDON & SWEET (1971), para explicar la distribución de *Icriodus* y *Palmatolepis* Canning Basin (Australia). B) Modelo de estratificación vertical de SEDDON & SWEET (1971) explicando la segregación lateral de biofacies. C) Modelo pelágico modificado por DRUCE (1973). Tomada de POHLER & BARNES (1990). D) Combinación de los modelos nectobentónicos y planctónicos, propuesto por BARNES & FAHRAEUS (1975). Tomadas de POHLER & BARNES (1990). E) Patrón de distribución de *Polygnathus* e *Icriodus* controlado por la energía del medio, que está en función de la profundidad. Tomada de WEDDIGE & ZIEGLER (1976) en POHLER & BARNES (1990).

SEDDON & SWEET (1971) propusieron que, en vida, distintas especies habrían habitado distintos niveles verticales de la columna de agua y lo representaron mediante el modelo de la Figura 9.1B. En este modelo se encuentra representada la distribución de dos especies pelágicas, una figurada mediante cruces (en sus estudios, es por ejemplo, el caso de *Plectodina*) y la otra por elipses (por ejemplo, *Phragmodus*). La primera especie se habría desarrollado en un estrato cercano a la superficie y la segunda, habría estado confinada a un estrato más profundo. Ambas habrían tenido una distribución uniforme. A medida que los individuos de cada especie muriesen sus restos esqueléticos mineralizados, los elementos conodontales, se habrían ido acumulando en el sustrato. Según este modelo, encontraríamos representantes de las cruces en todo el sustrato, pero de las elipses sólo a partir del punto en que la parte superior del

estrato en el que estaban confinadas “tocase” el sustrato. De esta forma, la distribución de las dos especies se encontraría representada de la siguiente manera:

- en una zona anterior a la muestra A sólo habría representantes de la especie señalada con cruces, mientras que en una zona posterior al punto C sólo encontraríamos representadas elipses.

- en el punto A dominarían las cruces, aunque su número iría disminuyendo lateralmente hacia el punto B, donde habría un número similar de cruces y elipses, mientras que en el punto C, dominarían los representantes de la especie señalada con elipses.

Con este modelo, SEDDON & SWEET (1971) explicaban el hecho de que especies pelágicas, presentasen una segregación lateral en las muestras.

Modificación del modelo pelágico

DRUCE (1973) modificó el modelo de SEDDON & SWEET (1971) basándose en sus estudios de conodontos del Paleozoico superior de Europa y Australia. Para DRUCE (1973), los conodontos, además de presentar una estratificación vertical respecto a la columna de agua, eran más abundantes hacia la costa y próximos al sustrato (Fig. 9.1C). Este modelo permitía la existencia de diferentes proporciones de conodontos de distintas faunas a lo largo del gradiente deposicional, que las permitidas por el modelo pelágico.

Modelo nectobentónico

BARNES & FÄHRAEUS (1975) también observaron esta segregación lateral en conodontos ordovícicos pero concluyeron que era debida a un modo de vida predominantemente nectobentónico, más que pelágico.

En el dominio paleobiogeográfico del “Midcontinent”, BARNES & FÄHRAEUS (1975) identificaron entre dos y tres comunidades de conodontos segregadas lateralmente (Fig. 9.1D). Éstas cambiaron su composición genérica a lo largo del Ordovícico a excepción de un cierto tipo de conodontos típicos de ambientes someros cercanos a la costa, que no variaron a lo largo de todo el período. Además, establecieron que la temperatura, salinidad, profundidad, oxigenación y sustrato eran los factores que controlaban la distribución de las faunas de conodontos. Concluyeron que, aquellos conodontos con una distribución restringida presentaban un modo de vida nectobentónico, mientras que aquellos que estaban presentes en los distintos ambientes presentaban un modo de vida pelágico. Observaron también, que los conodontos pelágicos estaban representados por elementos coniformes. El modelo propuesto por estos autores, representa una combinación del modelo pelágico y nectobentónico.

HIGGINS (1981b), aunque reconoce los dos modos de vida a partir de las asociaciones de conodontos de las biofacies presentes en el Namuriense, tanto de la “provincia” de Eurasia como en la “provincia” del Midcontinent norteamericano, considera que más del 50% de los conodontos eran pelágicos. Dentro de las formas pelágicas incluye a *Gnathodus*, *Declinognathodus*, *Idiognathoides*, *Idiognathodus*, *Neognathodus* e *Idioprioniodus*, mientras que considera nectobentónicos a *Windsorgnathus* (= *Clydagnathus*), *Cavusgnathus*, *Mestognathus*, *Adetognathus*, *Apatognathus* s.f. (pertenecientes al género multielemental *Syncladognathus*), *Rhachistognathus* y *Lambdagnathus* s.f. (reconocido en el Midcontinent y perteneciente al género multielemental *Kladognathus*).

Autores como KLAPPER & BARRICK (1978), realizaron una revisión de la distribución de distintos organismos pelágicos y bentónicos del Holoceno y del

Cretácico (p. ej.: foraminíferos, quetognatos, etc.) y la enfrentaron con la de conodontos, para poder interpretar la distribución de estos últimos. Estos organismos también presentaban una segregación lateral, pero concluyeron que determinar el modo de vida (bentónico o pelágico) resultaba complicado basándose exclusivamente en su patrón de distribución, y extrapolaron esta conclusión a los conodontos.

Otro aspecto a tener en cuenta es la sobrerrepresentación de algún elemento respecto a los demás en las colecciones de elementos aislados. KOZUR (1976), así como otros autores posteriormente, observaron que en especies de conodontos de finales del Paleozoico y del Triásico, los elementos que representaban partes de aparatos conodontales de las mismas especies, se encontraban en proporciones distintas en las colecciones de elementos aislados respecto a las proporciones que se conocían en las asociaciones naturales (por ejemplo, predominio de elementos de plataforma respecto de ramiformes). Concluyó que estas especies de conodontos podrían haber tenido distintos modos de vida a lo largo de sus diferentes estadios ontogenéticos, de forma que las formas juveniles habrían tenido un modo de vida pelágico que cambiaría en la etapa adulta a nectobentónico o bentónico. En este caso, los factores tafonómicos son, fundamentalmente, los responsables de la sobrerrepresentación de alguno de los tipos de elementos conodontales ya que, como indican los estudios de (MCGOFF, 1991), la mayor presencia de un tipo concreto de elemento conodontal también se encuentra estrechamente ligada con el comportamiento diferencial de los distintos tipos de elementos en función de su morfología, bajo un mismo régimen hídrico.

En función de lo anterior se observa que la presencia de los taxones de conodontos en las diversas litologías que representen ambientes diferentes y las condiciones ambientales inferidas a partir de sus características litológicas, serán fundamentales para inferir el modo de vida de cada taxón en particular.

Por último, en cuanto a su modo de alimentación, SWEET (1988) ya señaló que al ser marinos y nadadores activos, también debían haber sido predadores, que el autor cree evidenciado con la posesión de un complejo aparato mineralizado compuesto por elementos dentales, en la región cefálica. Otra evidencia para el autor es la presencia de musculatura ocular extrínseca. En diversos trabajos posteriores se ha estudiado detalladamente la función del aparato conodontal basándose en análisis de facetas de desgaste de los elementos, patrones de estrías, distribución de los distintos tipos de elementos conodontales dentro del aparato, entre otros, pudiéndose determinar su comportamiento biomecánico (PURNELL, 1995b; DONOGHUE & PURNELL, 1999; GOUDMAND *et al.*, 2011). Estos trabajos apoyaron la naturaleza de predadores activos de los conodontos ya señalada por SWEET (1988).

9.2.- Factores ambientales

La constitución de las asociaciones de conodontos depende de la combinación de varios factores ambientales aunque, en algunos casos concretos, su distribución está controlada por algún factor predominante.

Profundidad

Para CLARK (1981), siguiendo el modelo pelágico, en determinados momentos de la historia del grupo ha existido una estratificación vertical, basada en la presencia persistente de algunos taxones en medios caracterizados por ser de aguas someras, y de otros en medios más profundos. Por el contrario, SWEET (1988) considera que la profundidad en sí no sería un factor primario que controlase su distribución, pero observa que la temperatura, luminosidad, turbidez, energía, salinidad y la densidad del agua, fluctúan de forma directa e indirecta con la profundidad, por lo que uno de estos factores o la combinación de varios de ellos podrían haber ejercido un control directo en su distribución.

Temperatura

SWEET (1988) reconoció para el Ordovícico faunas de conodontos de latitudes bajas y faunas de latitudes altas y observó que las escasas invasiones de especies características de bajas latitudes en latitudes altas estaban acompañadas por invasiones de aguas más cálidas de lo usual que las presentes en esas latitudes. Además, las pocas especies típicas de latitudes altas que migraron durante el Ordovícico a latitudes más bajas, se establecieron en ambientes más profundos que los de las especies de latitudes bajas, que presentarían una temperatura similar a los ambientes de latitudes mayores. Para este autor, la temperatura podría haber jugado un papel importante en la distribución de los conodontos en el Ordovícico.

En el Carbonífero, en cambio, las asociaciones de conodontos están compuestas por taxones bastante cosmopolitas, y no se llega a reconocer una segregación de éstas en función de la latitud. Las variaciones en las asociaciones en función de la temperatura que pueden reconocerse se deben fundamentalmente a que las faunas sean de aguas someras o profundas, de zonas de la plataforma cercanas a la costa o de cuenca. En estos casos, la temperatura no es el factor principal sino uno más de los diversos factores como, por ejemplo, la salinidad o la energía del medio, que configuran la composición de la asociación.

Salinidad

La mayoría de los taxones aparecen conjuntamente con otros organismos que no toleraban otra salinidad que no fuese la marina normal, como por ejemplo, los cefalópodos, por lo que existe un cierto consenso en que la mayoría de las especies eran estenohalinas (SWEET, 1988). Aún así, algunos taxones como, por ejemplo, los géneros del Misisípico *Clydagnathus*, *Cavusgnathus* y

Mestognathus, o *Adetognathus* para el Misisípico-Pensilvánico, presentaban una exitosa adaptación a ambientes marinos someros, cercanos a la costa, caracterizados por elevadas temperaturas y amplias fluctuaciones de salinidad o con valores de salinidad extremos, por lo que eran eurihalinos (VON BITTER, 1976; AUSTIN, 1976; HIGGINS, 1981; SANDBERG & GUTSCHICK, 1984; SWEET, 1988; VON BITTER *et al.*, 1986).

Oxigenación de las aguas

Para autores como JEPPSON (1987) la oxigenación de las aguas marinas es otro factor que pudo haber influido en la distribución de los conodontos, por lo menos de determinadas especies. A partir del estudio realizado en sedimentos y conodontos silúricos, este autor observó una importante desaparición de elementos de tipo plataforma a principios del Wenlock, momento en el que se registra un cambio de las condiciones oxigenadas existentes en el medio a otras de efecto invernadero (con alto contenido en CO₂), expresado por una reducción de la sedimentación carbonatada y la presencia de pizarras negras. Por el contrario, JEPPSON (1987) señaló que este cambio no afectó a gran parte de los taxones constituidos por elementos coniformes. En cambio, SEDDON & SWEET (1971) no consideran que la presencia de elementos conodontales en pizarras negras depositadas en condiciones anóxicas se debiese a su tolerancia a este tipo de medio, sino más bien a un modo de vida pelágico.

Energía del medio

WEDDIGE & ZIEGLER (1976), como indica SWEET (1988), estudiaron las relaciones porcentuales entre *Icriodus* y *Polygnathus* de las calizas del Eifeliense en Alemania, estableciendo una relación positiva entre *Icriodus* y el contenido carbonático, y negativa entre *Polygnathus* y el contenido en arcillas de las muestras. Estos autores concluyeron que el factor determinante de las biofacies de *Icriodus* y *Polygnathus*, eran las aguas marinas someras de alta y baja energía (Fig. 9.1E).

SWEET (1988), a su vez, diferencia entre faunas cercanas a la costa y faunas alejada de la costa, relacionándola con la morfología de los elementos y la composición de los aparatos conodontales. Según este autor, las especies que habitaban ambientes cercanos a la costa, presentan aparatos con elementos discretos relativamente largos, con un número reducido de denticulos y con una mayor variabilidad morfológica. En sus aparatos también se observa una composición más variable que las especies que vivían en ambientes más alejados. Señala además, que si se observa la diversidad de este grupo a lo largo del tiempo, resulta evidente que ésta ha sido siempre más baja en ambientes cercanos a la costa que en aquellos más alejados, y que en su opinión, las poblaciones también habrían sido más reducidas en los primeros. Por el contrario, las especies adaptadas a ambientes alejados de la costa, se caracterizan por elementos discretos pequeños, con elementos

ramiformes que tienden a presentar procesos delicados, con denticulos comprimidos y que confluyen lateralmente, mientras que la variedad de elementos pectiniformes de plataforma habría sido mucho mayor que en especies de medios más costeros. Además, la diversidad específica y el tamaño de las poblaciones también son mayores en este tipo de ambientes.

9.3.- Estudio de los afloramientos

Un aspecto a destacar en todas las secciones muestreadas para esta Tesis Doctoral es la escasa uniformidad en la presencia de elementos conodontales en los distintos niveles que las componen (Anexos I a V). Aunque el número de muestras productivas fue mayor que el de improductivas para este grupo fósil, hay que señalar que en muchas de las muestras que se obtuvieron elementos conodontales apenas se obtuvo uno o muy pocos ejemplares. Esto implica que las asociaciones de conodontos obtenidas en muchos niveles no fueron lo suficientemente representativas como para realizar un análisis paleoecológico detallado de las mismas y el establecimiento de modelos paleoecológicos propios, que representasen los ambientes deposicionales reconocidos en los materiales del Viseense superior, Serpujoviense y Bashkiriense tanto de la región de Adarouch como de la Cuenca de Tindouf. Sólo en algunos niveles la abundancia de elementos conodontales y las asociaciones de conodontos reconocidas han permitido establecer a grandes rasgos alguna biofacies o por lo menos coincidir con la información obtenida sobre el ambiente deposicional mediante el análisis litoestratigráfico y de microfacies previamente realizados por CÓZAR *et al.* (2008a, 2011, 2014a, b, c), SOMERVILLE *et al.* (2013), y de corales SAID (2005), SAID *et al.* (2010, 2011) y RODRÍGUEZ *et al.* (2013a, b).

Región de Adarouch (Meseta Central)

Formación Tizra

La sección de Tizra 3 comienza con depósitos deltaicos (canales distributarios y frentes deltaicos) representados por los conglomerados basales, producidos durante etapas regresivas que caracterizan la destrucción de materiales previamente depositados y la sedimentación de materiales continentales. Esta sección se caracteriza por la presencia de calizas masivas de grano fino con cavidades estromatactoideas correspondientes a montículos microbianos. A techo de algunos montículos microbianos se reconocen asociaciones autóctonas de corales rugosos solitarios (TZ3/5, TZ3/10; SAID *et al.*, 2011). En TZ3/8 destaca la presencia de esponjas. Los bioclastos más comunes en gran parte de las muestras son fragmentos de crinoideos y foraminíferos. Otros bioclastos minoritarios que se reconocen en el residuo sólido son fragmentos y moldes externos de braquiópodos, ictiolitos (TZ3/1-2, TZ3/3-1, TZ3/5-2, TZ3/6 y TZ3/7) y un escolecodonto (TZ3/3-1). Los materiales se corresponden con depósitos de plataforma externa según CÓZAR *et al.* (2008a). Como puede observarse en

la tabla de muestras productivas en conodontos de la secciones de la Formación Tizra (Anexo I), sólo se han obtenido dos elementos identificables en TZ3/3-1 y un fragmento en TZ3/5-1, lo que no permite inferir ningún tipo de información sobre paleoecología de conodontos para esta sección.

Rudstones y brechas calcáreas correspondientes a depósitos de “debris flow” caracterizan la sección de Tizra 6. A techo se observan pizarras y lutitas indicando una profundización dentro de la plataforma.

La sección de Tizra 4 presenta a la base areniscas de color violáceo seguidas de niveles de calizas arenosas oolíticas y calizas bioclásticas interpretados como medios de barras oolíticas e intermeareales dentro de la plataforma interna. Los bioclastos más comunes son foraminíferos, algas calcáreas y fragmentos de crinoideos. En la muestra TZ4/5 hay un fragmento de ictiolito. El residuo sólido de algunas muestras (TZ4/1-1, TZ4/3-1 y TZ4/4-2) presenta granos de cuarzo y la limonita es común en muchas de ellas. En cuanto a los conodontos, se han recuperado únicamente fragmentos de elementos conodontales que no han podido ser identificados en las muestras de TZ4/1-1 y TZ4/4-1. Este tipo de medios someros y de alta energía no son los preferidos por la mayoría de taxones de conodontos debido a las variaciones en las condiciones ambientales. A este factor hay que sumar además, que una mayor energía en el medio implicará que los elementos discretos puedan ser puestos en suspensión, sufrir transporte postmortem y fragmentación. Hacia techo una nueva etapa de profundización queda evidenciada por la presencia de lutitas y pizarras.

La sección de Tizra 2 presenta hacia la base niveles de calizas bioclásticas con intercalaciones margosas y con capas de oncoides afectados por tormentas y concentraciones de corales rugosos (TZ2/1), seguidos de niveles de calizas masivas que lateralmente pasan a calizas bioclásticas con corales (TZ2/2). Las asociaciones de corales presentes en estos primeros niveles son consideradas por SAID *et al.* (2010) como parautóctonas o autóctonas, posiblemente transportadas de ambientes arrecifales de medios marinos someros a otros más profundos. Suprayacentes a estos niveles se observan calizas nodulares margosas con braquiópodos gigantopródutidos y corales rugosos solitarios y tabulados (TZ2/3); todos ellos indicativos de medios de plataforma interna según lo indicado en CÓZAR *et al.* (2008a). La asociación de corales representada en TZ2/3 sería indicativa de medios moderadamente profundos, por debajo del nivel de base del oleaje y por encima del nivel de base de tormentas, al encontrarse corales solitarios transportados y colonias masivas que al hallarse bien fijadas al sustrato se han encontrado en posición de vida (SAID *et al.*, 2011). Según CÓZAR *et al.* (2008a), los bioclastos más comunes son foraminíferos, algas calcáreas, ostrácodos y crinoideos. En menor grado pero también presentes en varias muestras son los gasterópodos

(TZ2/1-2, TZ2/1-3, TZ2/1-4), ictiolitos (Pc2379, TZ2/1-2, Pc2382, TZ2/1-3, TZ2/1-4, TZ2/2-3 y TZ2/3-2), braquiópodos (TZ2/1, TZ2/2-2, TZ2/3-2), briozoos (TZ2/1, TZ2/3-2), y escolecodontos (TZ2/1-1). En general, las muestras presentan una alta diversidad de grupos fósiles, mayor que en las secciones anteriores. Gran parte de las muestras de la sección de Tizra 2 no presentan conodontos, a excepción de algunos elementos discretos que se han obtenido de muestras de la base y de las asociaciones muy abundantes y diversas del nivel TZ2/4. En las muestras de la base que han sido productivas en elementos conodontales (Anexo I, muestras TZ2/1-2, TZ2/1-3, TZ2/2-3 y TZ2/3-2), el número de ejemplares obtenidos e identificados es muy bajo por lo que son poco representativos para realizar consideraciones paleoecológicas (TZ2/1-2, 4 elementos *P₁* de *Gnathodus girtyi girtyi* y 3 fragmentos de elementos *P* sin identificar, TZ2/1-3, 2 elementos *P₁*, uno de *Gnathodus* spp. y otro de *Syncladognathus* spp; TZ2/2-3, 1 elemento *P₁* de *Lochriea commutata*; TZ2/3-2, 1 elemento *P₁-P₂* de *Kladognathus tenuis/complectens* y 3 elementos *P₁*, uno de *Gnathodus girtyi girtyi*, otro de *Mestognathus bipluti* y otro de *Lochriea commutata*).

En el nivel TZ2/4 correspondiente a las facies laterales de destrucción del montículo microbiano se tomaron cuatro muestras de base a techo: TZ2/4-1, Pc2402, TZ2/4-2 y TZ2/4-3, siendo la muestra TZ2/4-3, la única no productiva. En las facies laterales del otro lado del montículo se tomó una muestra más, siglada como Pc3864, que también fue productiva. Como puede observarse en el Anexo I y en los diagramas de sectores de las muestras anteriores de las Figuras 9.2A, B y C y de la Figura 9.3A, hay 3 géneros que predominan en esta asociación que son *Idioproniodus* (590 elementos clasificados y 557 fragmentos identificados en todas las muestras), *Gnathodus* (537 elementos en total) y *Lochriea* (534 elementos). Dentro de éstos, *Gnathodus* es el que presenta una mayor diversidad de especies y subespecies seguido de *Idioproniodus*, como puede observarse en los diagramas de barras de las mismas figuras. En cambio, el género *Lochriea* sólo se encuentra representado por una única especie, *L. commutata*. En cuanto a estos tres géneros, como se ha comentado en el capítulo de Tafonomía, los aparatos conodontales se encuentran representados por todos sus elementos (Figs. 9.2A, B, C; Anexo I), y de éstos se han recuperado tanto formas juveniles como adultas, por lo que, aunque se observa un cierto transporte postmortem debido a que no se encuentran representados todos los elementos en las proporciones que debieran estarlo en función del número de elementos *P*, estos taxones habitaban el ambiente en torno al montículo microbiano. Esto sería indicativo de que sus elementos son autóctonos en sentido tafonómico (FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1990, 1997, 2000). Además, *Gnathodus*, que es considerado como nectobentónico, se caracterizaba por habitar medios de condiciones marinas normales, sin fluctuaciones en los parámetros ambientales, prefiriendo ambientes tranquilos y profundos dentro de la plataforma (VON BITTER, 1992; MERRILL, 1973;

MERRILL & VON BITTER, 1976; REXROAD, 1981; HIGGINS, 1981b; SANDBERG & GUTSCHIK; 1984; SKOMPSKI, 1996; KRUMHARDT *et al.*, 1996). *Lochriea* tenía el mismo tipo de preferencias ecológicas (SKOMPSKI, 1996). *Idioproniodus* ha sido reconocido en ambientes marinos tranquilos, que pueden ser ricos en materia orgánica (BROWN *et al.*, 1991; REXROAD, 1993). En función de lo anterior, *Idioproniodus*, *Gnathodus* y *Lochriea*, pueden considerarse como entidades démicas ya que, con toda probabilidad, los elementos conodontales registrados pertenecerían a organismos que habitaron el lugar o región donde han sido encontrados (FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1990, 1997, 2000). El hecho de presentar integridad esquelética, representación de los distintos estadios ontogenéticos y de formas sinestrales y dextrales, así como la compatibilidad ecológica entre los taxones y su compatibilidad paleomabiental con las litofacies representadas en este nivel (FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 2000), indicarían con toda probabilidad que fuesen taxones eudémicos, y que no solo fuese su lugar de vida, sino que también podría haber sido su lugar de reproducción (FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1990, 2000).

Kladognathus es el cuarto taxón más abundante dentro de la asociación (74 elementos conodontales clasificados entre todas las muestras de este nivel) (Figs. 9.2A, B, C; Fig. 9.3.A), aunque el número de ejemplares decrece considerablemente respecto de *Idioproniodus*, *Gnathodus* y *Lochriea*. No se han obtenido todos los elementos de su aparato conodontal y, aunque hay representadas tanto formas adultas como juveniles, fundamentalmente se obtienen formas adultas de elementos *P₁-P₂* y *M*, y fragmentos de procesos de elementos *S*. Conviene resaltar que todos los componentes del aparato conodontal de *Kladognathus*, incluso sus elementos *P₁-P₂*, son formas ramiformes delicadas, no como los de *Idioproniodus*, por lo que pueden ser fácilmente puestos en suspensión y ser transportados y fragmentados, respecto de los elementos de tipo pectiniforme de plataforma como los de *Gnathodus* y *Lochriea* (BROADHEAD *et al.*, 1990; MCGOFFE, 1991). Lo anterior nos indica la existencia de transporte postmortem, afectando especialmente a formas juveniles. KRUMHARDT *et al.* (1996) definieron tres biofacies en el modelo paleoecológico que elaboraron para la parte inferior de la Formación Wahoo Limestone de edad Misisípico inferior (Chesteriense) del Brooks Range de Alaska; biofacies de cavusgnátidos, biofacies de cavusgnátidos-kladognátidos y biofacies de gnatódidos-hindeódidos (Fig. 9.4). Según estos autores, la abundancia de *Kladognathus* aumenta desde la biofacies de cavusgnátidos (característica de medios someros a restringidos) a la de cavusgnátidos-kladognátidos, es decir, a medida que pasamos a medios más profundos dentro de la plataforma pero por encima del nivel del oleaje, y que disminuye su presencia considerablemente en las asociaciones de conodontos correspondientes a las biofacies de gnatódidos-hindeódidos (considerada como perteneciente a medios de plataforma abierta por debajo del nivel de base del oleaje). En función de lo anterior, aunque los

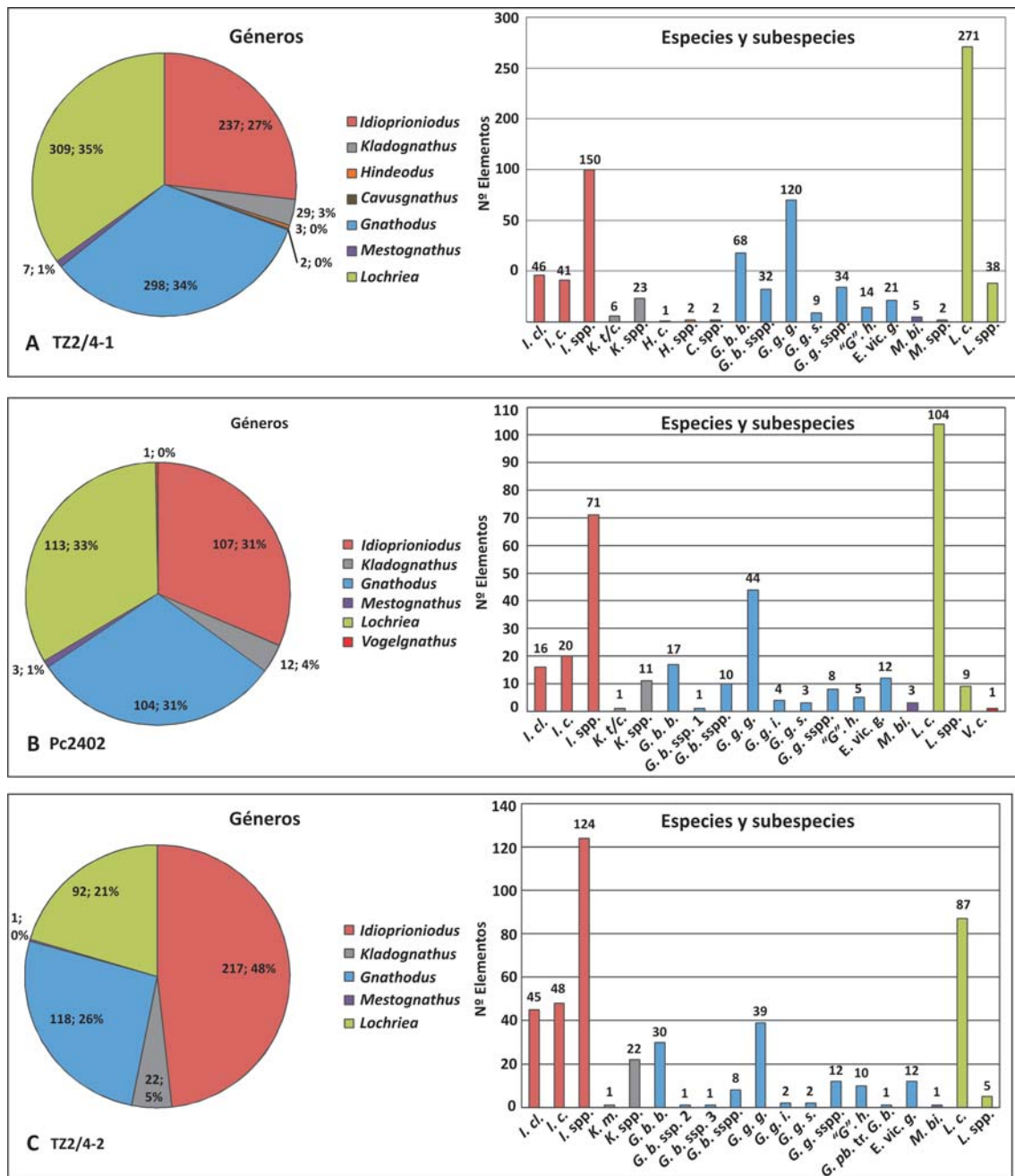


Figura 9.2.- Gráficos de sectores y barras en los que se documentan los géneros y especies y subespecies, respectivamente, registrados en el nivel T22/4 (sección de Tizra 2). En el diagrama de sectores se indican el número de ejemplares obtenidos por género y el porcentaje que representan en la asociación. A) Muestra T22/4-1, B) Muestra Pc2402, C) Muestra T22/4-2. *I. cl.*: *Idioproniodus claviger*, *I. c.*: *Idioproniodus conjunctus*, *I. spp.*: *Idioproniodus* spp., *K. t/c.*: *Kladognathus tenuis/complectens*, *K. spp.*: *Kladognathus* spp., *H. c.*: *Hindeodus cristula*, *H. spp.*: *Hindeodus* spp., *C. spp.*: *Cavusgnathus* spp., *G. b. b.*: *Gnathodus bilineatus bilineatus*, *G. b. ssp. 1*: *Gnathodus bilineatus* ssp. 1, *G. b. ssp. 2*: *Gnathodus bilineatus* ssp. 2, *G. b. ssp. 3*: *Gnathodus bilineatus* ssp. 3, *G. b. sspp.*: *Gnathodus bilineatus* sspp., *G. g. g.*: *Gnathodus girtyi girtyi*, *G. g. i.*: *Gnathodus girtyi intermedius*, *G. g. s.*: *Gnathodus girtyi soniae*, *G. g. sspp.*: *Gnathodus girtyi* sspp., *"G". h.*: *"Gnathodus" homopunctatus*, *G. pb. tr. G. b.*: *Gnathodus praebilineatus* transicional *Gnathodus bilineatus*, *E. vic. g.*: Elementos vicariantes gnatódidos, *M. bi.*: *Mestognathus bipluti*, *M. spp.*: *Mestognathus* spp., *L. c.*: *Lochriea commutata*, *L. spp.*: *Lochriea* spp., *V. c.*: *Vogelgnathus campbelli*.

elementos de *Kladognathus* han sufrido transporte, la presencia fundamentalmente de elementos de formas adultas podría suponer que este taxón habitaba áreas próximas al montículo, pero no necesariamente las adyacentes a él (debido al escaso número de ejemplares). Si este fuera el caso, los elementos de *Kladognathus* ha-

bían sido transportados, siendo alóctonos en sentido tafonómico (FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1990, 2000). Otra posibilidad es que el taxón también formase parte de la asociación de conodontos cercana al montículo microbiano, y que su baja representatividad, aparte de la existencia de transporte, estuviese relacionada a que debido

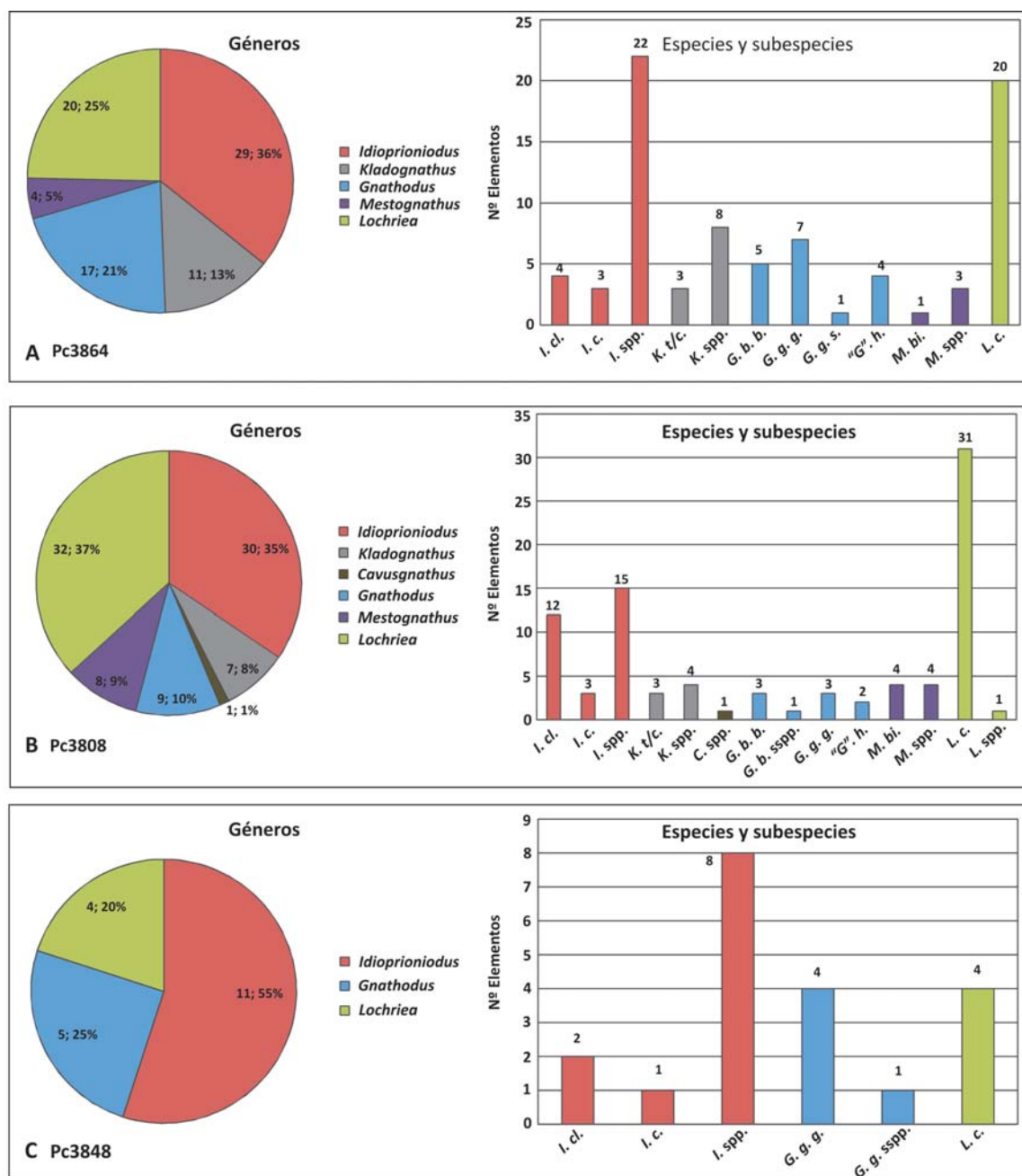


Figura 9.3.- Gráficos de sectores y barras en los que se documentan los géneros y, especies y subespecies, respectivamente, registrados en A) el nivel TZ2/4 (sección de Tizra 2), B) sección de Tizra 9, y C) sección de Tizra 11. En los diagramas de sectores se indican el número de ejemplares obtenidos por género y el porcentaje que representan en la asociación. *I. cl.*: *Idioprioniodus claviger*, *I. c.*: *Idioprioniodus conjunctus*, *I. spp.*: *Idioprioniodus* spp., *K. t/c.*: *Kladognathus tenuis/compectens*, *K. spp.*: *Kladognathus* spp., *C. spp.*: *Cavusgnathus* spp., *G. b. b.*: *Gnathodus bilineatus bilineatus*, *G. b. sspp.*: *Gnathodus bilineatus* sspp., *G. g. g.*: *Gnathodus girtyi girtyi*, *G. g. s.*: *Gnathodus girtyi soniae*, *G. g. sspp.*: *Gnathodus girtyi* sspp., *"G". h.*: *"Gnathodus"* *homopunctatus*, *E. vic. g.*: Elementos vicariantes gnatódidos, *M. bi.*: *Mestognathus bipluti*, *M. spp.*: *Mestognathus* spp., *L. c.*: *Lochriea commutata*, *L. spp.*: *Lochriea* spp.

la profundidad y a las condiciones ambientales relacionadas con ella nos hallásemos cerca de su límite de acción. En esta segunda situación, los elementos conodontales serían autóctonos tafonómicamente. Aún así, es bastante probable que *Kladognathus* fuese un taxón démico y dentro de este concepto, de tipo miódémico o por lo menos paradémico, implicando que aunque este medio no fuese su lugar de reproducción podría haberlo habitado o haber

sido transportado lateralmente desde zonas cercanas, respectivamente (FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1990, 2000).

Mestognathus es el quinto taxón en abundancia dentro de la asociación de conodontos de TZ2/4 (15 ejemplares en las 4 muestras productivas). La mayoría de los autores coinciden en que este taxón habitaba principalmente, ambientes someros cercanos a la costa (VON BIT-

TER, 1976; AUSTIN, 1976; HIGGINS, 1981b; BELKA, 1983; VON BITTER *et al.*, 1986). SANDBERG & GUTSCHIK (1984) propusieron la biofacies de *Mestognathus* como características de medios someros (intermareales y de sabkha). En las Provincias Atlánticas de Canadá, VON BITTER (1976) y VON BITTER *et al.* (1986) resaltan su presencia en medios intermareales y de barras oolíticas, pero siempre cercanos a la costa. HIGGINS (1981b) menciona su presencia en Gran Bretaña en calizas negras correspondientes a facies de lagoon y, por lo tanto, menos energéticos, aunque comenta que su abundancia en las asociaciones de conodontos decrecía a medida que se encontraban más alejados de la costa. Todo ello, hizo concluir a VON BITTER *et al.* (1986) que la distribución de *Mestognathus* no se encontraría controlada por la energía del medio como suponía BELKA (1983), sino más bien por la salinidad. Debido a que se encontraban asociaciones abundantes de *Mestognathus* tanto en ambientes energéticos como tranquilos, siempre cercanos a la costa, consideraron que este taxón era tolerante a las fluctuaciones de salinidad. Existe un consenso general, como señalan VON BITTER *et al.* (1986), en que *Mestognathus* era un taxón eurihalino, característico de medios someros a muy someros y con un modo de vida probablemente nectobentónico. Estos autores señalan también que su presencia en medios más alejados de la costa puede ser debida a transporte postmortem aunque, analizando las colecciones de METCALFE (1981), observaron unas asociaciones probablemente autóctonas en las Calizas Thornton y las Salt Hill Cap Beds de Gran Bretaña que representaban medios más profundos que el hábitat más característico de *Mestognathus*. Estas litologías se correspondían con depósitos de carbonatos adyacentes a facies de montículos microbianos de tipo Waulsortian. En las asociaciones del nivel TZ2/4 de la sección de Tizra 2, observamos como *Mestognathus* es uno de los componentes minoritarios de ellas, pero que se encuentra presente en todas las muestras de las facies laterales del montículo microbiano de TZ2/4. Como los ejemplares obtenidos se caracterizan todos por ser formas adultas a gerontes, su presencia en este medio más profundo puede deberse a transporte postmortem, como sugieren VON BITTER *et al.* (1986) o a que unos pocos ejemplares adultos pudieran haber alcanzado este medio, debido a su reconocida tolerancia a las fluctuaciones de los parámetros ambientales y a que por ser los elementos de mayor tamaño, son los más difíciles de poner en suspensión (DAVIES *et al.*, 1993). Aunque posiblemente fuese un taxón adémico [si sus fósiles no se registran en el lugar de vida o donde se desarrolló la entidad paleobiológica; FERNÁNDEZ-LÓPEZ (1990; 2000)], tampoco hay que descartar que podría tratarse de un taxón miódémico o paradémico, siendo un área que podría haber habitado pero no reproducido o que habitase una zona cercana y que fuese transportado al medio donde finalmente han quedado registrados sus elementos (FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1990, 2000).

Por último, otros taxones que se reconocen en las asociaciones de conodontos de las muestras de TZ2/4

son *Cavusgnathus*, *Hindeodus* y *Vogelgnathus*, representados por uno o muy pocos ejemplares. *Cavusgnathus* es un taxón que suele encontrarse en medios similares a los de *Mestognathus*, con preferencia por medios someros y donde existen condiciones variables, por lo menos, de energía, cuando no de salinidad si son muy restringidos (AUSTIN, 1976; VON BITTER, 1976; HIGGINS, 1981; VON BITTER *et al.*, 1986; SWEET, 1988; DAVIES *et al.*, 1993; KRUMHARDT *et al.*, 1996). *Hindeodus*, por el contrario prefería ambientes marinos normales, más tranquilos y más profundos o por lo menos, con una profundidad relativa, como *Gnathodus* (KRUMHARDT *et al.*, 1996). Según KRUMHARDT *et al.* (1996), *Vogelgnathus* es común en medios marinos restringidos o someros basándose en la distribución de este taxón presentada por PURNELL & VON BITTER (1992). En cambio, REXROAD & MERRILL (1996) señalan que en una asociación de conodontos dominada por *Cavusgnathus* y *Kladognathus* proveniente de la Reelsville Limestone (Chesteriense) de Indiana, recuperaron elementos de *Vogelgnathus* en unas calizas arcillosas correspondientes a medios de plataforma interna con una cierta profundidad y turbidez, pero con una mayor circulación de aguas. Para VAN DEN BOOGARD (1992) valores altos de *V. campbelli* en las asociaciones podrían estar relacionados con períodos transgresivos. De hecho, este taxón puede ser común en medios profundos de la Zona Cantábrica (p. ej. sección de Triollo; NEMYROVSKA, 2005). En estos casos, en los que apenas se registran elementos conodontales, consideramos que son más bien adiciones post-mortem y que los elementos conodontales de estos taxones fueron transportados desde áreas cercanas, es decir, que son alóctonos tafonómicamente. Es posible que *Hindeodus* y *Vogelgnathus* fuesen entidades démicas de tipo paradémico, aunque no puede descartarse que fuesen adémicas (FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1990, 2000). *Cavusgnathus* es posible que fuese adémico para el medio representado en TZ/4.

Las muestras del nivel TZ2/4 presentan una gran diversidad y abundancia de otros grupos fósiles. Los más abundantes y en un número elevado, son crinoideos, foraminíferos e ictiolitos, presentes en todas las muestras, seguidos de ostrácodos y, en menor número, briozoos, braquiópodos, gasterópodos, fragmentos de corales y algas calcáreas. SAID *et al.* (2011) reconocen una asociación de corales solitarios sin disepimentos y colonias ceriodes de corales tabulados en estas mismas facies. Según estos autores sería una asociación localizada en la periferia de los montículos microbianos y muy cercana a las facies de núcleo de éstos, interpretándola por los taxones que la constituyen como por su preservación, como una fauna autóctona de los flancos del montículo. Aunque muchos de los bioclastos se encuentran fragmentados, no se observa una selección de éstos, hallándose fragmentos de diverso tamaño en las mismas muestras. Por ejemplo, son característicos de estas facies los talos largos de crinoideos con múltiples artejos. Esto indicaría que en el medio existiría la suficiente energía como para provocar su fragmentación pero que no sería lo suficientemente constante como para produ-

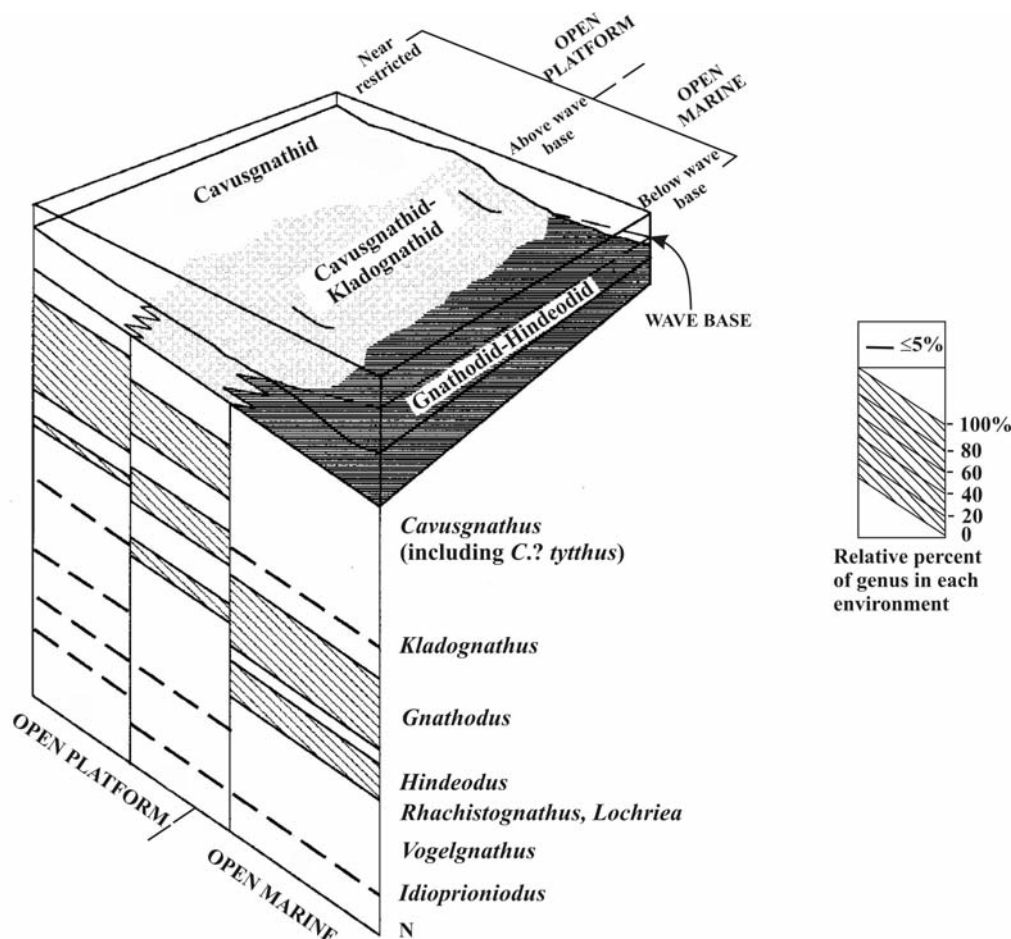


Figura 9.4.- Modelo paleoecológico establecido por KRUMHARDT *et al.* (1996) a partir de las asociaciones de conodontos presentes en la Formación Wahoo Limestone del Brooks Range en Alaska. para el Misisípico terminal (Chesteriense).

cir la desarticulación de los artejos, su transporte y selección en función del tamaño. Este hecho también se ve reflejado en los conodontos, al hallarse gran parte de los elementos de muchos de los aparatos conodontales de los distintos taxones presentes, como en la diversidad de grupos fósiles reconocidos. La limonita es común en las muestras y en alguna de éstas también hay pirita y pirita oxidada. Se observan bioclastos limonitizados y piritizados en las muestras TZ2/4-2 y Pc3864, y muchos de los cubos de pirita se encuentran oxidados. Además, en función al elevado contenido bioclástico, a la falta de selección de los fragmentos, a la presencia de todos o casi todos los elementos de gran parte de los aparatos conodontales y a la presencia de limonita y pirita oxidada, la tasa de sedimentación debería de haber sido muy baja.

En función de todo lo comentado para el nivel TZ2/4 (muestras TZ2/4-1, Pc2402, TZ2/4-2 y PC3864), *Idioproniodus* sería el taxón que caracterizaría la asociación de conodontos reconocida en las facies laterales de destrucción del montículo microbiano. La presencia notable de *Gnathodus* y *Lochriea*, así como de escasos elementos de *Hindeodus* y *Vogelgnathus*, nos indicarían un medio marino relativamente tranquilo y profundo, aunque no muy profundo, como suele ser el preferido por estos taxones, ya que hay taxones de medios más someros como,

por ejemplo, *Kladognathus* y posiblemente también, *Mestognathus*. Los montículos se ubicarían en una zona relativamente profunda de la plataforma externa, pero se verían afectados por momentos puntuales de más energía, probablemente por episodios de tormentas, responsables de la destrucción de los grupos fósiles que habitaran las áreas adyacentes al montículo o sobre éste, creando estas facies de destrucción lateral del montículo.

La sección de Tizra 5 se inicia con unas calizas masivas microbianas características de un montículo microbiano. Este montículo se correlaciona con el del techo de la sección de Tizra 2. El contenido bioclástico es poco abundante y diverso, reconociéndose foraminíferos, crinoideos e ictiolitos. Sobre él se depositaron pizarras y lutitas con algún nivel calcáreo intercalado. A techo, se desarrolla un biostromo (SAID, 2005; SAID *et al.*, 2011) dominado por corales rugosos faceloides (*Siphonodendron*, *Diphyphyllum* y *Tizraia*) y en menor número tabulados. Éstos se encuentran asociados a esponjas, braquiópodos, crinoideos e *incertae sedis Saccamminopsis*, en capas por debajo y por encima del biostromo principal. Según SAID *et al.* (2011) es una asociación similar a la descrita en plataformas de aguas someras del oeste de Europa pero también típica de calizas de aguas someras desarrolladas sobre montículos

microbianos. Se reconocen también otros bioclastos como crinoideos, braquiópodos, briozoos, ictiolitos y algunas espículas de esponjas. Las muestras tomadas en estos niveles del techo, aunque productivas en elementos conodontales, presentan una abundancia y diversidad muy bajas como para considerar los ejemplares obtenidos, representativos para un análisis paleoecológico (Anexo I). A partir de los caracteres litoestratigráficos, el estudio de las microfacies y el contenido bioclástico se considera que a techo de esta sección se produce un episodio de somerización dentro de la plataforma externa.

Por último, en la Formación Tizra se tomaron muestras aisladas de las facies laterales de otros montículos microbianos, una de un pequeño montículo a techo de la sección de Tizra 2 (Tizra 9, muestra Pc3808) y otra en la base de un montículo rotado, lateral al de Tizra 2 y equivalente al nivel TZ2/4 (Tizra 11, muestra Pc3848). Las muestras Pc3808 y Pc3848 presentan, como se observa en las Figuras 9.4B y C y en el Anexo I, una asociación de conodontos similar a la reconocida en TZ2/4, caracterizada por la presencia de *Idioproniodus* e implicando ambientes de plataforma externa. El contenido fósil también es similar al de las muestras provenientes del nivel de TZ2/4.

Formación Akerchi

En ambas secciones muestreadas de esta formación (secciones de Akerchi 1 y Akerchi 2), las asociaciones de conodontos presentan una diversidad y abundancia muy bajas, fundamentalmente debido a las facies someras que representan las litologías que las componen.

La sección de Akerchi 1 y, en concreto el Miembro AK1 de la Formación Akerchi, comienza a la base con conglomerados de depósito de frente deltaico. Seguidamente, en una secuencia estratocreciente, observamos pizarras y lutitas intercaladas entre capas de calizas oolíticas bien estratificadas hasta acabar esta secuencia, en una gran barra oolítica. Los materiales de la base de esta secuencia se corresponden con facies ligeramente más profundas (packstones oolíticos), correspondientes a medios submareales de la plataforma interna respecto a las facies más someras y puras de techo (grainstones oolíticos) pertenecientes a medios intermareales. Los bioclastos más comunes son los foraminíferos y los crinoideos para la mayoría de las muestras, aunque la muestra AK1/2, presenta una mayor diversidad con, además de los anteriores, braquiópodos (al igual que en AK1/3-3), ostrácodos (también en AK1/3-2) e ictiolitos. Las asociaciones de conodontos registradas en las muestras de esta secuencia (muestras AK1/2, AK1/3-1, AK1/3-2 y AK1/3-3; Anexo II) presentan una baja diversidad y abundancia. En estas muestras observamos que (i) muchos de los taxones presentes en ellas se encuentran representados por un único ejemplar, (ii) no se recuperan aparatos conodontales con todos sus elementos representados aunque sea como elementos discretos,

(iii) la mayoría de los ejemplares se encuentran fragmentados y, (iv) varios de ellos presentan abrasión. Todo estos datos nos indican un medio de energía moderada a alta, especialmente para las muestras de AK1/3 cuyos elementos conodontales son los que peor preservados se encuentran, evidenciando el sesgo producido en las asociaciones por transporte postmortem de los elementos conodontales. En la muestra AK1/2, se obtienen ejemplares bastante bien preservados como para poder ser identificados, de los taxones *Gnathodus bilineatus bilineatus* (elemento P₁), *Lochriea commutata* (elemento P₁), elementos S de *Syncladognathus* spp. y, fragmentos de elementos P₁ de *Mestognathus* spp. En la muestra AK1/3-1 se han recuperado fragmentos de ejemplares de *Idioproniodus* y de elementos P y de otros elementos que no pudieron ser identificados. Algo similar sucede en la muestra AK1/3-2, en la que sólo se han obtenido, un fragmento de elemento P₁ de *Gnathodus bilineatus* ssp. y dos fragmentos de *Mestognathus* spp., mientras que el resto de elementos se corresponden con fragmentos de elementos P, S y otros que no han podido siquiera asignarse a un elemento concreto de un aparato. Por último, en la muestra AK1/3-3 se identifica un fragmento de elemento P₁ de *Mestognathus* y un fragmento de elemento P que no ha podido ser asignado a ningún taxón. Como podemos ver, el número de ejemplares y de taxones identificados es tan bajo, que no permiten realizar consideraciones paleoecológicas detalladas. Si se comparan estas asociaciones del Tarusiense-Stesheviense de Akerchi con las de Tizra 2, nivel 4, (de la misma edad), se observa como disminuye el número de taxones indicativo de ambientes relativamente profundos a profundos (*Gnathodus* y *Lochriea*) por el de otros taxones indicativos de medios más someros (*Mestognathus* y *Syncladognathus*). *Syncladognathus* es un taxón que suele ser citado por diversos autores en medios someros a ligeramente más profundos; medios intermedios entre los muy someros dominados casi exclusivamente por mestognátidos y cavusgnátidos y los más profundos donde predominan los gnatódidos y lochrieidos (VARKER, 1967; HIGGINS, 1981b; DEAN, 1987; SKOMSPI, 1996).

La secuencia anterior acaba en un banco de 6,4 m de caliza oolítica (AK1/4) correspondiente a un medio de barra, con escaso contenido bioclástico (foraminíferos, crinoideos y conodontos). El número de ejemplares de elementos conodontales sigue siendo bajo (AK1/4-1, Anexo II, Fig. 9.5A). Aunque se hayan reconocido tres ejemplares de gnatódidos, su preservación no es buena, ya que uno de ellos sólo ha podido identificarse como *Gnathodus bilineatus* ssp., otro ni siquiera ha podido identificarse a nivel específico y el tercero es un elemento que posiblemente se encuentre reelaborado (*Gnathodus pseudosemiglaber*). Junto con los anteriores, nuevamente se encuentran dos formas de medios someros como son *Mestognathus* spp. y *Syncladognathus* spp. y un ejemplar de *Lochriea commutata*, de medios más profundos. Además, se recuperaron dos fragmentos de elementos S. Los ejemplares de este nivel se encuentran fragmentados y algunos de ellos, como el de *Gnathodus pseudosemiglaber*

o *Mestognathus* spp., presentan evidencias de haber sufrido abrasión. Algunos taxones como *Mestognathus*, *Cavusgnathus* y *Syncladognathus* pudieron haber habitado estos medios tan someros como se menciona previamente. Gnatódidos y lochrieidos suelen registrarse en medios más profundos con condiciones marinas normales y sin grandes fluctuaciones de energía, como indica KRUMHARDT *et al.* (1996) aunque, como también señalan estos autores, pueden ser componentes minoritarios de la biofacies de cavusgnátidos (Fig. 9.4). En todo caso, el escaso número de ejemplares y fundamentalmente de elementos P_1 es indicativo de la existencia de transporte post-mortem que ha afectado a los elementos de los aparatos conodontales de todos los taxones registrados. Dada la compatibilidad paleoambiental y ecológica de taxones como *Mestognathus*, *Cavusgnathus* y *Syncladognathus* podría suponerse que éstos fuesen organismos miocéuticos o, por lo menos, paradémicos (FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 2000). Los gnatódidos y lochrieidos presentes probablemente fuesen transportados desde zonas cercanas, pudiendo ser formas paradémicas e incluso adémicas (FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1990, 2000). Es difícil discernir con esta representatividad la asociación original, pero no se descarta que todos los elementos hayan sido transportados desde zonas cercanas debido a las condiciones energéticas de este medio.

La secuencia litoestratigráfica de esta sección continúa, pero ya dentro del Miembro AK2 de la Formación Akerchi, con una caliza negra, nodular con intercalaciones margosas (AK1/5), que por la abundancia de corales rugosos y su disposición fue interpretada como un biostromo en (SAID, 2005; SAID *et al.*, 2010), no recuperándose elementos conodontales en estos niveles. Los corales masivos y braquiópodos gigantoprodúctidos (muy abundantes) colonizaron la barra oolítica empleándola como sustrato duro que, a su vez, fueron utilizados por los corales fasciculados para desarrollarse y dominar en este medio. Esta caliza implica un ambiente menos energético y ligeramente más profundo que el anterior de barra, reflejándose no sólo en el biostromo, sino también en una mayor abundancia y diversidad de grupos fósiles (braquiópodos gigantoprodúctidos, crinoideos, gasterópodos, foraminíferos, ostrácodos y escolecodontos). La energía no era constante, por la abundante presencia de micrita y la ausencia de selección y orientación de los bioclastos y, aunque elevada, no lo suficiente como para destruir las colonias de corales (SAID *et al.*, 2010).

Por encima del nivel AK1/5, se observa un banco de 2.5 m de caliza arenosa con un nivel de braquiópodos gigantoprodúctidos a la base y estratificación cruzada a techo. Se caracteriza por abundantes granos de cuarzo y presencia de óxidos de hierro, que presenta como bioclastos foraminíferos, algas calcáreas, fragmentos de crinoideos y conodontos. Las dos muestras de este nivel (AK1/7-1 y AK1/7-2; Anexo II, Figs. 9.5B, C) presentan composiciones distintas. En la muestra AK1/7-1 predomina la asociación de *Syncladognathus*, *Mestognathus*

y *Cavusgnathus* (Fig. 9.5B), indicativa de condiciones marinas someras, aunque hay que destacar la presencia de *Gnathodus*, *Lochriea* e *Hindeodus*. Dentro de las especies de *Gnathodus*, se registra *Gnathodus girtyi* que, en la Fm Wahoo Limestone del Brooks Range de Alaska era más abundante en medios relativamente más someros que *Gnathodus bilineatus* (KRUMHARDT *et al.*, 1996). Los taxones de *Gnathodus* registrados, aunque hubieran sufrido transporte postmortem no indicarían una facies relativamente más profunda que una dominada exclusivamente por la asociación anterior, debido a su escaso número. Este hecho se ve reforzado por la presencia de ejemplares de *Kladognathus*, taxón que es citado por KRUMHARDT *et al.* (1996) como uno de los principales componentes de su biofacies de cavusgnátidos-kladognátidos, indicando medios intermedios de la plataforma en cuanto a profundidad respecto de la biofacies de cavusgnátidos (más someros a restringidos) y la de gnatódidos-hindeódidos (más profundos), por encima del nivel de base del oleaje (Fig. 9.4). En AK1/7-2, sólo se registra un ejemplar de *Hindeodus*, uno de *Syncladognathus* spp. y dos de *Gnathodus* que, aunque sean los mismos taxones mencionados en otros niveles, su número es muy bajo como para realizar consideraciones paleoecológicas. Si se sigue el esquema cronoestratigráfico de la Plataforma Rusa, las asociaciones de conodontos de la parte superior de la Formación Tizra y la de la Formación Akerchi 1 son de edad Serpujoviense y similares (basándonos en las dataciones mediante foraminíferos). Las diferencias en la composición de las asociaciones de conodontos que se observan en materiales de la misma edad entre ambas formaciones se deben más a aspectos paleoecológicos; medios más someros en la Fm Akerchi respecto de los medios algo más profundos y más tranquilos de la Fm Idmarrach, que favorecen mayores valores de diversidad y abundancia y, por lo tanto, en la preferencia de unos taxones por uno u otro tipo de medio. Este hecho destaca más según el esquema de la Plataforma Rusa respecto al de Europa Occidental (ver capítulo de Bioestratigrafía; Fig. 8.6) al representar ambas partes estudiadas la misma edad.

La sección de Akerchi 2 comienza con el mismo nivel de caliza masiva oolítica interpretada como barra, y que se correlaciona lateralmente con la barra del nivel AK1/4. Al igual que en AK1, sobre ésta se depositan niveles de calizas nodulares margosas seguidos de lutitas con intercalaciones de calizas bioclásticas (correlacionables con el nivel AK1/5). Por encima de estos depósitos hay un nivel de caliza masiva con un nivel de concentración de braquiópodos gigantoprodúctidos a su base y estratificación cruzada a techo. Este nivel se correlaciona con el nivel de AK1/7 de la sección de Akerchi 1. Se tomaron dos muestras para conodontos en la base de este nivel, AK2/1 y Pc2769. El contenido bioclástico es similar en ambas muestras: foraminíferos, crinoideos y conodontos. En la muestra Pc2769 además se obtienen ostrácodos y en lámina delgada se observan algas calcáreas. En cuanto a los elementos conodontales, en la muestra AK2/1 se han recuperado muy pocos

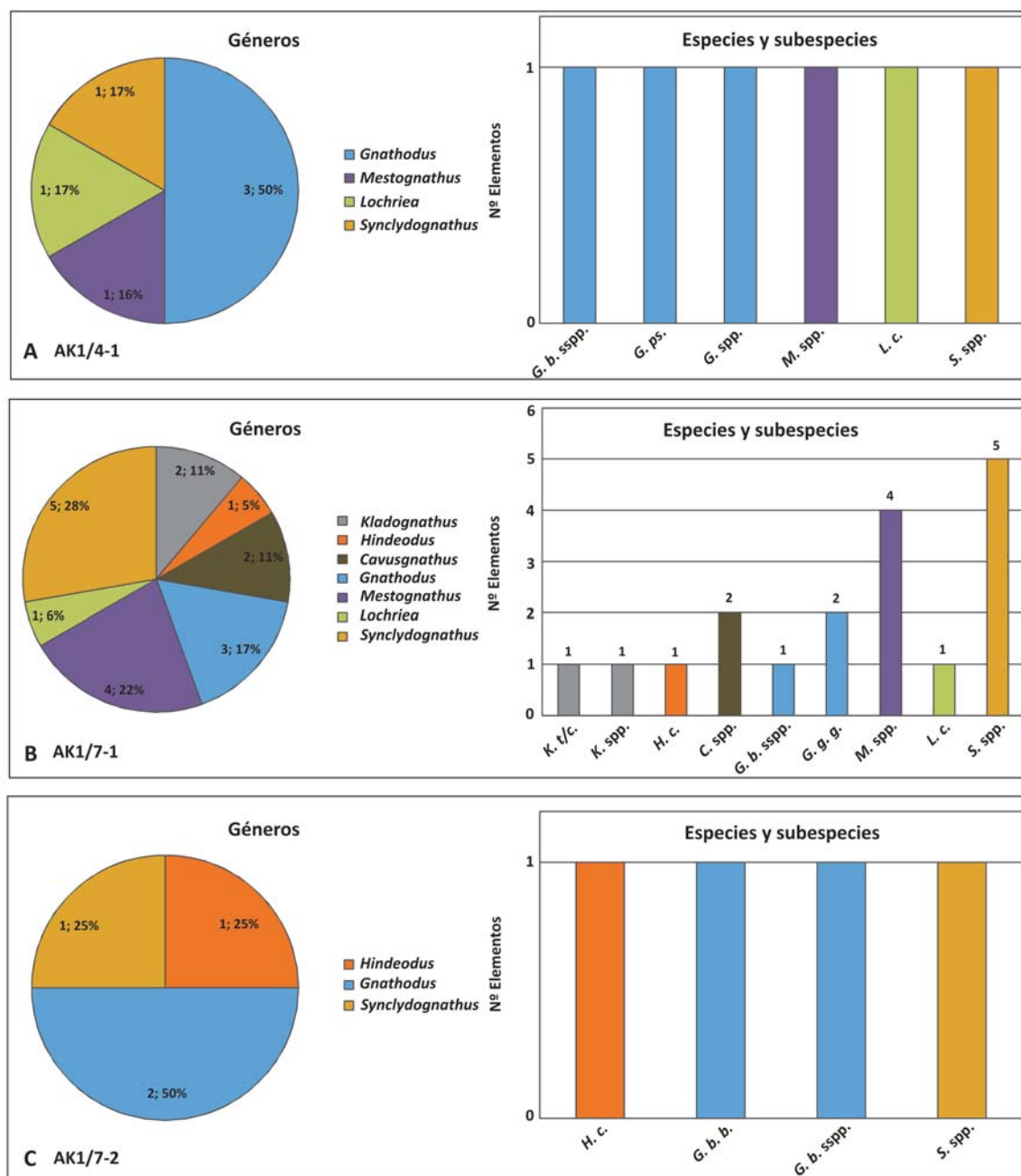


Figura 9.5.- Gráficos de sectores y barras en los que se documentan los géneros y, especies y subespecies, respectivamente, registrados en algunos niveles de la sección de Akerchi 1. En el diagrama de sectores se indican el número de ejemplares obtenidos por género y el porcentaje que representan en la asociación. A) Nivel AK1/4-1, B) Nivel AK1/7-1, C) Nivel AK1/7-2. K. t/c.: *Kladognathus tenuis/compectens*, K. spp.: *Kladognathus* spp., H. c.: *Hindeodus cristula*, C. spp.: *Cavusgnathus* spp., G. b. b.: *Gnathodus bilineatus bilineatus*, G. b. sspp.: *Gnathodus bilineatus* sspp., G. ps.: *Gnathodus pseudosemiglaber*, G. g. g.: *Gnathodus girtyi girtyi*, G. spp.: *Gnathodus* spp., M. spp.: *Mestognathus* spp., L. c.: *Lochriea commutata*, S. spp.: *Synclydognathus* spp.

ejemplares, en concreto uno de *Kladognathus* spp. y dos fragmentos que no han podido ser identificados. En la muestra Pc2769, aunque se ha obtenido un número ligeramente mayor de elementos conodontales, la abundancia sigue siendo baja. En esta muestra se han reconocido por orden de abundancia, gnatódidos, hindeódidos, kladognátidos y un ejemplar de *Mestognathus* y otro de *Synclydognathus*, más diversos fragmentos de elementos conodontales que no han podido ser clasificados (Anexo II, Figura 9.6A). Todos los elementos

están fragmentados y no se encuentran representados ni todos los elementos de los aparatos conodontales de los distintos taxones reconocidos, ni las distintas formas de sus estadios ontogenéticos. Al igual que en las muestras anteriores, los ejemplares han sufrido transporte pero, en general, los taxones correspondientes indicarían facies someras dentro de la plataforma interna. Al igual que en las muestras anteriores, los ejemplares han sufrido transporte lateral. La asociación de la muestra Pc2769 es muy similar en composición a la de la mues-

tra equivalente, AK1/7-1, en la sección de Akerchi 1, ya que ambos niveles, AK1/7 y AK2/1, se correlacionan litológicamente. Esta asociación, registrada en ambas muestras, presenta una mayor diversidad y abundancia que las muestras de niveles infrayacentes en la sección de Akerchi 1, y esta asociación mixta de taxones, aunque el transporte sea evidente, indicaría un medio ligeramente más profundo y no tan somero que los de AK1/2, AK1/3 y AK1/4. En este medio, ya sea por transporte o porque los taxones presentes habrían podido habitarlo o zonas adyacentes, se encuentran representados taxones de medios someros a relativamente someros (*Mestognathus*, *Cavusgnathus*, *Syncladognathus* y *Kladognathus*) con otros de medios más profundos y tranquilos (*Gnathodus*, *Lochriea* e *Hindeodus*). Es posible que los primeros, sean miódémicos, mientras que la mayor presencia de los segundos en esta asociación podría indicar que son taxones paradémicos (FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1990, 2000). Destaca la abundante presencia de granos de cuarzo.

A partir del nivel AK2/1, como indican CÓZAR *et al.* (2008a, 2011), la sección de Akerchi 2 se caracteriza por el depósito de facies deltaicas y, en momentos de mayor estabilidad tectónica, se depositan niveles carbonatados con influencia siliciclástica. Precisamente en el nivel de las muestras AK2/1 y Pc2769 comienza esta secuencia, que por encima cuenta con bancos potentes de areniscas con estratificación cruzada entre los que se observan otros de lutitas. A continuación, hay un nivel de areniscas a la base seguido de un nivel estromatolítico indicativo de facies inter-supramareales, sobre el que se encuentran calizas bioclásticas. Este nivel presenta corales rugosos solitarios, crinoideos, braquiópodos, ostrácodos e ictiolitos. Se tomó la muestra Pc2770 que fue productiva en conodontos identificándose los siguientes taxones por orden de abundancia: *Cavusgnathus*, *Gnathodus*, *Mestognathus* e *Idioprioniodus*, así como 13 fragmentos que no han podido ser clasificados (Anexo II). Los ejemplares de *Cavusgnathus* son los que mejor preservados se encuentran, pero consisten fundamentalmente en elementos P₁. *Cavusgnathus*, al igual que *Mestognathus* es un taxón que si predomina en las asociaciones indicaría medios marinos someros, con fluctuaciones de los parámetros ambientales, especialmente de salinidad (AUSTIN, 1976; VON BITTER, 1976; VON BITTER *et al.*, 1986; KRUMHARDT *et al.*, 1996). De hecho, KRUMHARDT *et al.* (1996) definen una biofacies de cavusgnátidos para el Misisípico superior de la Fm Wahoo Limestone (Alaska) que es característica de medios de plataforma somera cercanos a la costa (Fig. 9.4). Es muy probable que todos los elementos hayan sufrido transporte postmortem, pero la mayor presencia de *Cavusgnathus*, junto con *Mestognathus*, y la presencia de estromatolitos nos hacen suponer que estos depósitos de medios intermareales representen su hábitat natural y que si hubo transporte, el desplazamiento de los elementos se encuentra dentro del rango de habitabilidad del taxón, es decir, que sean entidades miódémicas o paradémicas al menos (FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1990, 2000). De esta forma, más que una suma de elementos de un taxón no adaptado a este medio sería más bien una pérdida en

la asociación de conodontos de elementos de un taxón que sí se encontraba adaptado. En el caso de *Gnathodus* e *Idioprioniodus*, no es el medio más propicio para su desarrollo por lo que estos taxones pueden ser paradémicos o, muy posiblemente, adémicos y sus elementos haber sido transportados a este medio.

La sedimentación continúa siendo de calizas arenosas con una importante influencia de siliciclásticos en el resto de la sección, en la que se observan algunos niveles bioclásticos. En todas las láminas delgadas para el estudio de microfósiles del nivel AK2/6 se observan foraminíferos y en algunas de ellas, algas calcáreas (Pc3197, Pc3195, correspondientes a las muestras de conodontos AK2/6-2 y AK2/6-3). Este nivel es muy poco diverso en bioclastos, ya que además de los anteriores componentes, sólo se obtienen gasterópodos en la muestra Pc2773 y conodontos. La diversidad de grupos fósiles aumenta en el nivel AK2/8, reconociéndose entre láminas delgadas y residuo sólido insoluble, foraminíferos, gasterópodos, crinoideos (AK2/8-1, AK2/8-2, AK2/8-3, AK2/8-4), braquiópodos (AK2/8-1, AK2/8-2), escolecodontos (AK2/8-2, AK2/8-3), briozoos (AK2/8-2), ictiolitos (Pc2776) y conodontos. Se tomaron diversas muestras en esta parte de la sección pero las que fueron productivas (AK2/6-1, AK2/6-2, AK2/6-4, Pc2775, AK2/8-2, Pc2776 y AK2/8-4; Anexo II) presentan uno o muy pocos elementos conodontales, la mayoría de ellos fragmentos que no han podido ser identificados. Esto se debe, fundamentalmente, a que estos carbonatos con abundantes terrígenos correspondientes a facies deltaicas, no representan un hábitat favorable para los conodontos.

Formación Idmarrach

Las muestras de las tres secciones que se estudiaron de esta formación, que abarca desde el Tarusiense-Stesheviense (Serpujoviense; Zona E₁) al Voznesseniense (Bashkiriense; Zona H) incluido, se caracterizan por presentar asociaciones de conodontos similares a las del Tarusiense-Stesheviense (Serpujoviense) de la Formación Tizra y Akerchi. Los cambios en la diversidad y abundancia de los diversos taxones reconocidos se deben fundamentalmente, a los medios deposicionales reflejados en los materiales descritos para la Formación Idmarrach, favoreciendo una mayor representación de determinados taxones. En el caso de *Gnathodus bollandensis* y *Declinognathodus inaequalis*, su presencia en la Fm Idmarrach y no en las mencionadas anteriormente, es debida a que son marcadores bioestratigráficos que indican límites entre subpisos, pisos e incluso subsistemas del Carbonífero y que la Fm Idmarrach representa medios sedimentarios con condiciones paleoecológicas más favorables para los conodontos que la Fm Akerchi.

La sección de Idmarrach 3, de edad Tarusiense-Stesheviense (Serpujoviense, E₁) presenta calizas bien estratificadas con algún nivel masivo de calizas microbianas y lutitas intercaladas, de medios de plataforma externa.

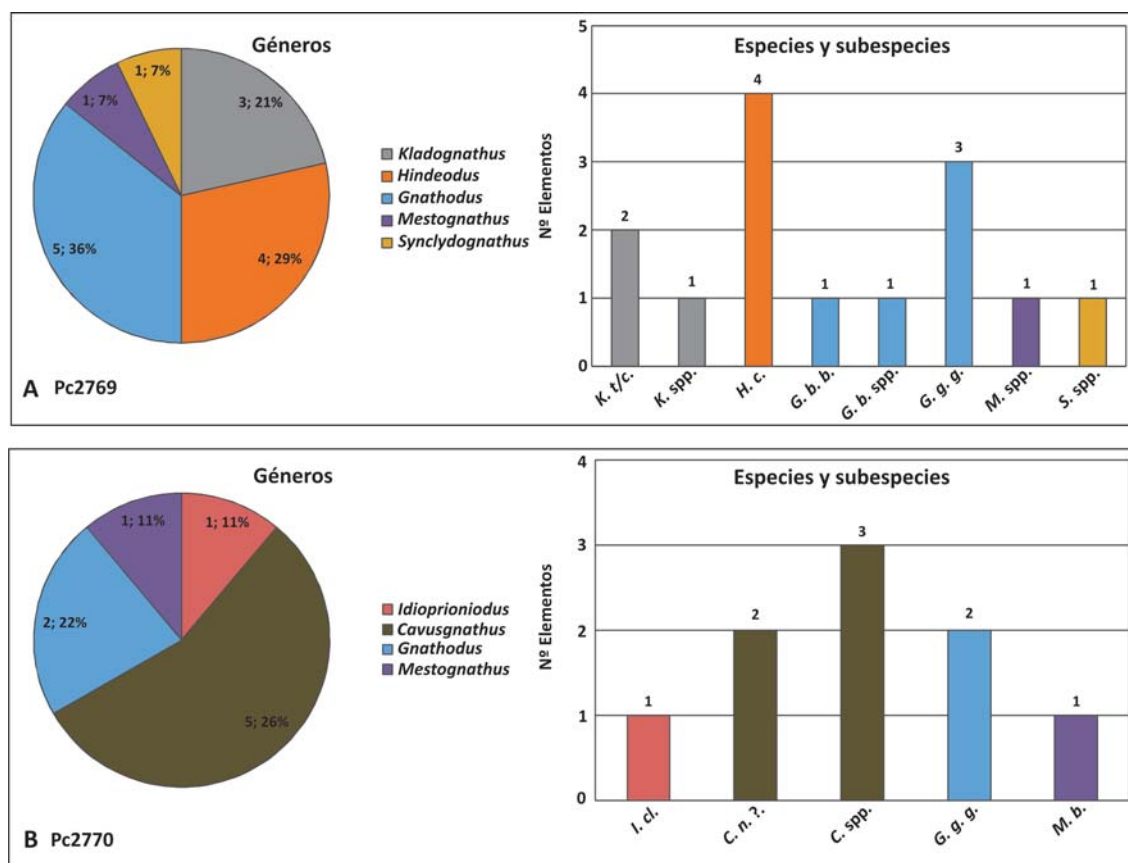


Figura 9.6.- Gráficos de sectores y barras en los que se documentan los géneros y, especies y subespecies, respectivamente, registrados en los dos niveles más productivos de la sección de Akerchi 2. En el diagrama de sectores se indican el número de ejemplares obtenidos por género y el porcentaje que representan en la asociación. A) Muestra Pc2769 (Nivel AK2/1), B) Muestra Pc2770 (Nivel AK2/4). *I. cl.*: *Idioprioniodus claviger*, *K. t/c.*: *Kladognathus tenuis/complectens*, *K. spp.*: *Kladognathus* spp., *H. c.*: *Hindeodus cristula*, *C. n.?*: *Cavusgnathus navicula?*, *C. spp.*: *Cavusgnathus* spp., *G. b. b.*: *Gnathodus bilineatus bilineatus*, *G. b. spp.*: *Gnathodus bilineatus* spp., *G. g. g.*: *Gnathodus girtyi girtyi*, *M. spp.*: *Mestognathus* spp., *S. spp.*: *Synclydoghnathus* spp.

La potencia de las lutitas aumenta hacia techo indicando una profundización en el medio. Esta sección se levantó con posterioridad a las de Idmarrach 1 y 2, y la muestra que se tomó para conodontos (Pc3390), no fue productiva. En cambio, otros grupos fósiles como foraminíferos, crinoideos, braquiópodos, briozoos e ictiolitos se encuentran representados, indicando una buena disponibilidad de nutrientes y oxigenación de las aguas, salinidad normal y escasa fluctuación de otras condiciones ambientales, como la energía.

En la base de la sección de Idmarrach 1 se reconocen niveles de conglomerados polimícticos y brechas de destrucción interpretados como depósitos de frente deltaico y de origen glacioeustático (CÓZAR *et al.*, 2011). De aquí en adelante, la sedimentación en las secciones de Idmarrach 1 como gran parte de la sección de Idmarrach 2, es bastante uniforme durante el Protviense-Zapalyubiense (Serpujoviense superior, E₂), caracterizándose por calizas bien estratificadas con intercalaciones de lutitas y calizas brechoideas depositadas en medios submareales de la plataforma interna (CÓZAR *et al.*,

2011). El que se lleguen a generar ciclos granocrecientes y la disminución del contenido en lutitas respecto al aumento del de margas hacia techo implica una secuencia de somerización en estos medios de plataforma interna durante el Serpujoviense superior (E₂). Esta secuencia culmina con los conglomerados y areniscas de color rojizo de Idmarrach 2, correspondientes a las facies deltaicas de techo de esta sección y que caracterizan el episodio regresivo del Bashkiriense que se registra en el área (CÓZAR *et al.*, 2011).

Las muestras de la sección de Idmarrach 1 no fueron muy productivas en conodontos, ni siquiera la muestra ID1/5-3 (Anexo III; Fig. 9.7A), que aún siendo la más productiva de todas, se obtuvieron en ella valores de diversidad y abundancia muy bajos como para realizar consideraciones paleoecológicas detalladas. La muestra ID1/1-1 presenta fundamentalmente elementos de tipo P₁ de *Lochriea commutata* (2) y *Synclydoghnathus* spp. (1), y fragmentos de distintos elementos. Uno de ellos pudo ser asignado al taxón *Idioprioniodus* spp., pero el resto de los ejemplares (10) no pudieron ser clasificados,

por ser fragmentos muy mal preservados. La muestra ID1/1-2 sólo produjo dos elementos, un ejemplar de elemento P₁ de *Lochriea commutata* y un fragmento de elemento S. *Mestognathus* es el único taxón presente en la muestra Pc2318, con 2 elementos P₁ de *M. bipluti* y 2 elementos P₁ de *Mestognathus* spp. que, por encontrarse fragmentados, no pudieron identificarse a nivel específico. Por último, la muestra ID1/5-2 sólo produjo dos elementos S pertenecientes a *Synclydogmathus* spp. El contenido bioclástico en el residuo de la mayoría de las muestras de estos niveles (ID1/1, ID1/2, ID1/3 e ID/4) es poco diverso y abundante, reconociéndose fundamentalmente foraminíferos y fragmentos de crinoideos. El nivel ID1/2 es el que presenta una mayor diversidad y abundancia, en concreto las muestras ID1/1-2 y Pc2307. Además de los anteriores grupos fósiles, estas muestras presentan en conjunto, corales, gasterópodos, ostrácodos, briozoos, escolecodontos e ictiolitos. En campo coinciden con niveles en los que se registran corales rugosos solitarios y concentraciones de braquiópodos gigantoprodúctidos. El nivel ID1/5 presenta una gran diversidad de bioclastos encontrándose representados en su conjunto, foraminíferos, crinoideos, braquiópodos, briozoos, gasterópodos, ostrácodos, corales e ictiolitos. Esta asociación sería indicativa de condiciones marinas normales sin grandes fluctuaciones de energía, de aguas bien oxigenadas y con una buena disponibilidad de nutrientes. La muestra ID1/5-3 fue la más productiva de esta sección para conodontos y en ella comienza a reflejarse la diversidad en las asociaciones de conodontos de la Formación Idmarrach que se observa en los niveles superiores de la sección de Idmarrach 2. En esta muestra (Anexo III; Figura 9.7A) se han reconocido 3 elementos pertenecientes a *Idioprioniodus* spp., 2 elementos (M y S) de *Kladognathus* spp., 1 elemento S de *Cavusgnathus* spp., 6 elementos P₁ de *Gnathodus*, pertenecientes a los taxones *Gnathodus bilineatus bilineatus*, *Gn. bollandensis* y *Gn. girtyi girtyi*, 1 elemento P₁ de *Vogelgnathus campbelli* y 5 elementos S de *Synclydogmathus* spp. El predominio de gnatódidos es indicativo de condiciones marinas de salinidad normal y sin grandes fluctuaciones en los demás parámetros ecológicos (SANDBERG & GUTSCHICK, 1984; SKOMSPKI, 1996; KRUMHARDT *et al.*, 1996, entre otros). El estudio litoestratigráfico y de microfacies sugiere un medio tranquilo, pero el que no se hayan hallado los aparatos conodontales completos de ninguno de los taxones y que, por lo tanto, exista transporte postmortem, implica cierta energía en el medio. La presencia de elementos de *Synclydogmathus* spp., *Kladognathus* spp. y *Cavusgnathus* spp. junto con gnatódidos es indicativa de medios poco profundos pero no muy someros y, por lo tanto, afectados con más probabilidad por variaciones en la energía del medio, debido a oleaje o tormentas. Esta interpretación es coherente con un ambiente submareal dentro de la plataforma interna (CÓZAR *et al.*, 2011) aunque, como los valores de abundancia son bajos, no es posible caracterizar el medio más detalladamente mediante conodontos.

En la sección de Idmarrach 2, las asociaciones de conodontos son más diversas y abundantes que las registradas en Idmarrach 1, en concreto, las de las muestras ID2/8-2 a Pc2358, disminuyendo drásticamente a partir de la muestra ID2/8-4. Hay que destacar la ausencia virtual de conodontos en gran parte de la sección y su presencia ya a partir de las muestras más próximas al techo. Todas las muestras denotan que las asociaciones de conodontos se han visto afectadas por transporte postmortem, fundamentalmente porque (i) no se obtienen todos los elementos de los aparatos conodontales de los distintos taxones, (ii) la proporción de los distintos elementos de cada aparato conodontal no es correcta en función de, por ejemplo, los elementos P₁ obtenidos, y (iii) los elementos se encuentran fragmentados. Aún así, la representatividad de los distintos elementos de los aparatos conodontales en la mayoría de los taxones es elevada, encontrándose tanto formas juveniles como adultas y los valores de abundancia son mucho mayores que los de ID1/5-3.

En las muestras ID2/8-2, Pc2356, ID2/8-3 y Pc2358, tomadas en la parte superior de la sección de Idmarrach 2 se ha reconocido una asociación de conodontos con una alta diversidad y abundancia variable, compuesta por taxones similares en cada muestra, con alguna pequeña variación en la presencia de algunos de estos taxones dependiendo de la muestra (Anexo III; Figs. 9.7B, C y 9.8). Los taxones que predominan en esta asociación son lochrieidos (160 elementos entre todas las muestras de *Lochriea commutata* y *Lochriea* spp.) y gnatódidos (81 elementos en total), fundamentalmente los del grupo *bilineatus* (*Gnathodus bilineatus bilineatus*, *Gn. bollandensis*, *Gn. bilineatus* sspp. y “*Gnathodus*” *homopunctatus*). *Gnathodus girtyi girtyi* y *Gn. girtyi meischneri*? se encuentran representados por muy pocos ejemplares. La primera presencia de *Declinognathodus inaequalis* se registra en la muestra ID2/8-2. *Declinognathodus noduliferus* s.l. (ELLISON & GRAVES) es considerado el marcador bioestratigráfico del límite Misisípico-Pensilvánico y, por lo tanto, del Piso Bashkiriense (LANE *et al.*, 1999). Aunque la abundancia de *D. inaequalis* no es elevada (8 elementos en total) respecto a lochrieidos y gnatódidos, es un taxón característico de la sección de Idmarrach 2. *Hindeodus cristula* también tiene una cierta representación en la asociación (29 elementos en total). Todos estos taxones indican condiciones marinas de salinidad normal, ya que la presencia de estos taxones se encontraría limitada si fuese al contrario, y sin grandes fluctuaciones de los demás parámetros ecológicos como es la energía. Aunque los taxones anteriores podrían ser característicos de medios relativamente profundos y alejados de la costa (p. ej., según LANE *et al.*, 1980, SANDBERG & GUTSCHICK, (1984) o KRUMHARDT *et al.*, 1996), el resto de los componentes de la asociación señalan que el medio habitado por la asociación representada en las distintas muestras de la parte superior de la sección de Idmarrach 2 se localizaría próximo a la costa debido a que el resto de taxones están asociados a zonas relativamente someras de la plataforma interna.

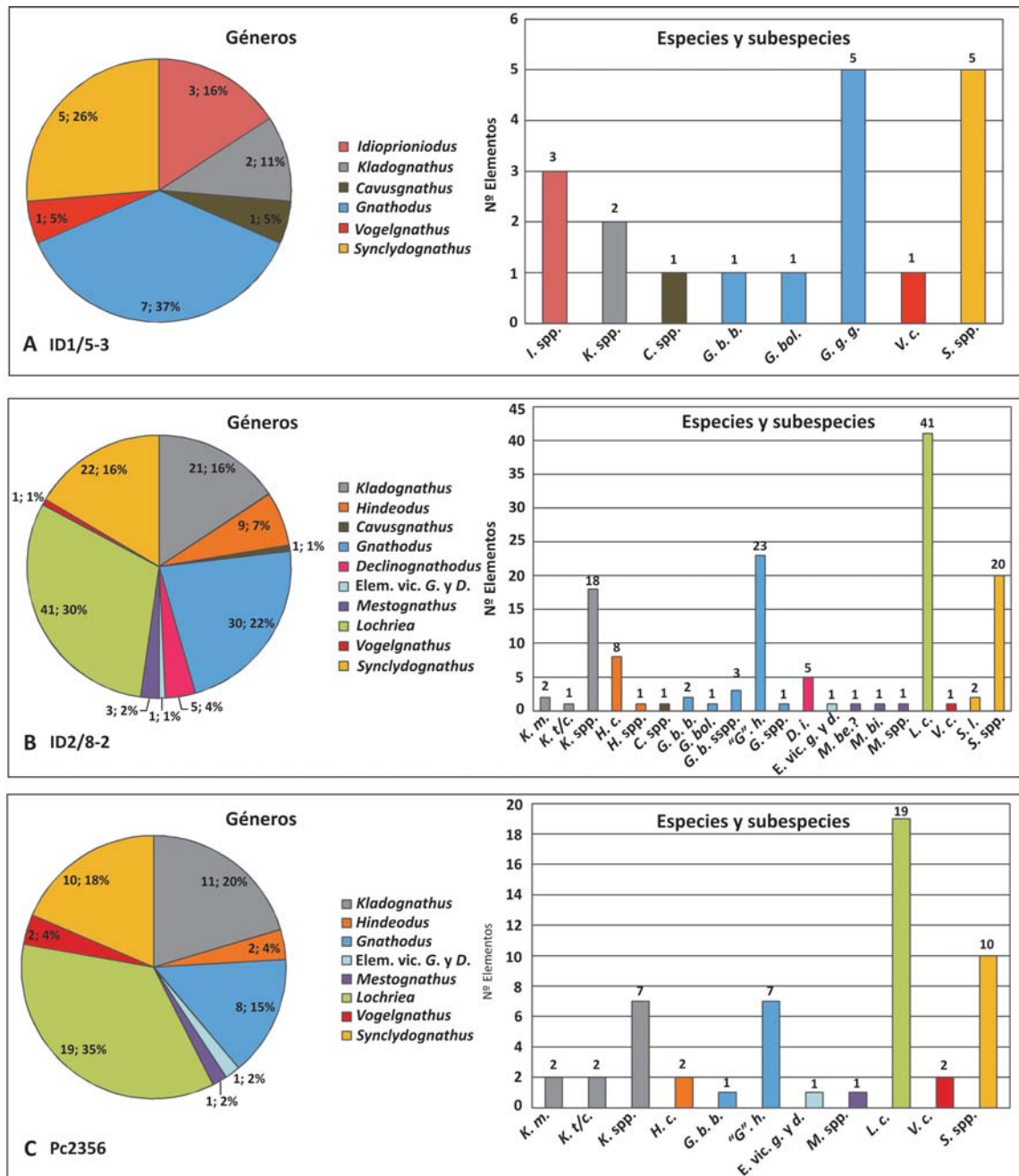


Figura 9.7.- Gráficos de sectores y barras en los que se documentan los géneros y especies y subespecies, respectivamente, registrados en algunos niveles de la Formación Idmarrach. En el diagrama de sectores se indican el número de ejemplares obtenidos por género y el porcentaje que representan en la asociación. A) Nivel ID1/5-3 (sección Idmarrach 1), B) Nivel ID2/8-2 (sección Idmarrach 2), C) Nivel Pc2356 (sección Idmarrach 2). *I. spp.*: *Idioproniodus* spp., *K. m.*: *Kladognathus macrodentata*, *K. t/c.*: *Kladognathus tenuis/compectens*, *K. spp.*: *Kladognathus* spp., *H. c.*: *Hindeodus cristula*, *H. spp.*: *Hindeodus* spp., *C. spp.*: *Cavusgnathus* spp., *G. b. b.*: *Gnathodus bilineatus bilineatus*, *G. bol.*: *Gnathodus bollandensis*, *G. b. spp.*: *Gnathodus bilineatus* spp., *G. g. g.*: *Gnathodus girtyi girtyi*, “*G. h.*”: “*Gnathodus*” *homopunctatus*, *G. spp.*: *Gnathodus* spp., *D. i.*: *Declinognathodus inaequalis*, *E. vic. g. y d.*: Elementos vicariantes gnatódidos y declinognatódidos, *M. bi.*: *Mestognathus bipluti*, *M. spp.*: *Mestognathus* spp., *L. c.*: *Lochriea commutata*, *V. c.*: *Vogelgnathus campbelli*, *S. l.*: *Syncladognathus libratus*, *S. spp.*: *Syncladognathus* spp.

Dentro de este último grupo destacamos la presencia de syncladognátidos (*Syncladognathus libratus*, *Syncladognathus* spp.; 73 elementos en total) y de kladognátidos (*Kladognathus macrodentata*, *K. tenuis/compectens* y *Kladognathus* spp.; 77 elementos en total). Según KRUM-

HARDT *et al.* (1996), en su modelo paleoecológico para la Fm Wahoo Limestone (Brooks Range de Alaska) (Fig. 9.4), durante el Misisípico estos taxones se localizan en nichos intermedios entre los de aguas muy someras y generalmente con fluctuaciones de salinidad como las

ocupadas por los cavusgnátidos (biofacies de cavusgnátidos) y los más profundos (plataforma externa abierta) y con condiciones marinas normales ocupados por gnatódidos e hindeódidos (biofacies de gnatódidos e hindeódidos). Estos autores definieron en este tipo de medio, más profundo pero con ciertas fluctuaciones de algún parámetro ambiental, como es la energía, la biofacies de cavusgnátidos-kladognátidos (Fig. 9.4). En las muestras de Marruecos, las asociaciones de conodontos que se registran a finales del Misisípico son las que atraviesan el límite Misisípico-Pensilvánico y que aún perduran a principios del Pensilvánico (Bashkiriense inferior). La región de Adarouch (Meseta Central) no es un caso excepcional respecto a que aún exista registro de taxones misisípicos en la base del Pensilvánico ya que, como se ha mencionado anteriormente, existen varias cuencas donde se produce una situación similar (ver SANZ-LÓPEZ *et al.*, 2006).

En las muestras de Idmarrach 2, la presencia de elementos P_1 de *Vogelgnathus* es persistente en la mayoría de ellas, y más aún si se compara con su único registro en TZ2/4 en la sección de Tizra 2, por lo que puede considerarse que el medio representado en este nivel debe ser más favorable que los de plataforma interna somera de la Fm Akerchi y los de plataforma externa más profunda de la parte superior de la Fm Tizra en la parte superior de la sección de Tizra 2. Aún así, se han recuperado muy pocos elementos (8 ejemplares en total) como para realizar consideraciones detalladas, excepto que junto con la importante presencia de *Syncladognathus* e *Hindeodus* en la asociación registrada, ya implica un medio con distintas condiciones ambientales a las indicadas por las asociaciones de conodontos de Tizra y Akerchi.

Otros componentes minoritarios de la asociación son *Idioprioniodus*, *Cavusgnathus* y *Mestognathus*. *Idioprioniodus* únicamente se encuentra representado por un fragmento de elemento S_{3-4} en Pc2358. *Cavusgnathus* se encuentra representado en las muestras ID2/8-2 y Pc2358 por elementos S que son los que más fácilmente pueden ser puestos en suspensión. Fragmentos de elementos P_1 de *Mestognathus* están registrados desde la muestra ID2/8-2 hasta la muestra Pc2358 y, aunque su abundancia es baja, se ha recuperado un mayor número de elementos que de *Cavusgnathus*. Debido a su baja abundancia es probable que los elementos de estos taxones presentes en las muestras de Idmarrach 2 hayan sufrido transporte y provengan de otras zonas de la plataforma, especialmente porque de *Cavusgnathus* se han recuperado elementos ramiformes y de *Idioprioniodus* un único ejemplar. En el caso de *Mestognathus* son los elementos de mayor tamaño de las asociaciones y los últimos que serían puestos en suspensión, como señalan DAVIES *et al.* (1993), por lo que este taxón podría haber habitado este medio, aunque suelen ser característicos de medios muy someros. El número tan reducido de elementos de *Cavusgnathus* y *Mestognathus* hallados indica que el medio represen-

tado por las muestras de Idmarrach 2 no es un medio somero y restringido, con fluctuaciones en la salinidad o valores extremos de ésta, pero su presencia de forma constante en las distintas muestras, señala que el medio, aunque con condiciones de salinidad normal, no era lo suficientemente profundo como para ser dominado por lochrieidos y gnatódidos, sino más bien relativamente somero y con variaciones en la energía del medio ocasionales (indicado también por el transporte postmortem). Además, su hábitat se encontraría relativamente cerca como para que, incluso después del posible transporte postmortem, elementos de cavusgnátidos y mestognátidos formen parte de forma constante de la asociación de conodontos que caracteriza a Idmarrach 2.

Resumiendo, la asociación de taxones de las muestras ID2/8-2 a Pc2358 junto con los datos estratigráficos indican unas condiciones marinas de salinidad normal, con una buena circulación de aguas y con cierta profundidad que permitía la presencia de gnatódidos, lochrieidos e hindeódidos y la diversidad observada en la asociación. La presencia de *syncladognátidos* y *kladognátidos*, fundamentalmente, señalaría que estaría relativamente cercano a la costa para que se encontraran presentes estos taxones que podían habitar medios someros a relativamente profundos de la plataforma, al igual que la presencia de elementos posiblemente transportados de cavusgnátidos y mestognátidos cuyas preferencias eran de medios someros a restringidos. Además, la existencia de transporte de elementos desde otras partes de la cuenca como la ausencia de aparatos conodontales completos señalan una cierta energía en el medio que posibilitase la disgregación de los aparatos conodontales y la puesta en suspensión y transporte postmortem de estos elementos. Debido a estas condiciones se registra una asociación mixta con taxones en el que el predominio de unas formas u otras podría ser indicativo de medios más profundos o más someros. Estos medios intermedios entre unos y otros, permitirían que coincidiesen los rangos de habitabilidad de gran parte de los taxones registrados, sin descartar que los elementos de algún taxón, como tal vez *Cavusgnathus* y *Mestognathus*, pudiesen haber sido transportados y no estuviera representado en la asociación original. En todo caso, tanto *Gnathodus*, *Lochriea*, *Hindeodus*, *Declinognathodus*, *Kladognathus* y *Syncladognathus* se encuentran representados por casi todos los tipos de elementos de sus aparatos conodontales (con valores más o menos proporcionales aunque no se encuentran los aparatos completos), por formas sinestrales como dextrales y por diversos estadios ontogenéticos. Su abundancia, especialmente en el caso de *Gnathodus*, y representación de estadios ontogenéticos, es menor que en las asociaciones de TZ2/4 en la sección de Tizra 2, ya que este medio es más profundo que el registrado en ID2/8, especialmente en su parte inferior, con condiciones más favorables para los conodontos y para la preservación de los elementos de su aparato conodontal. *Vogelgnathus*,

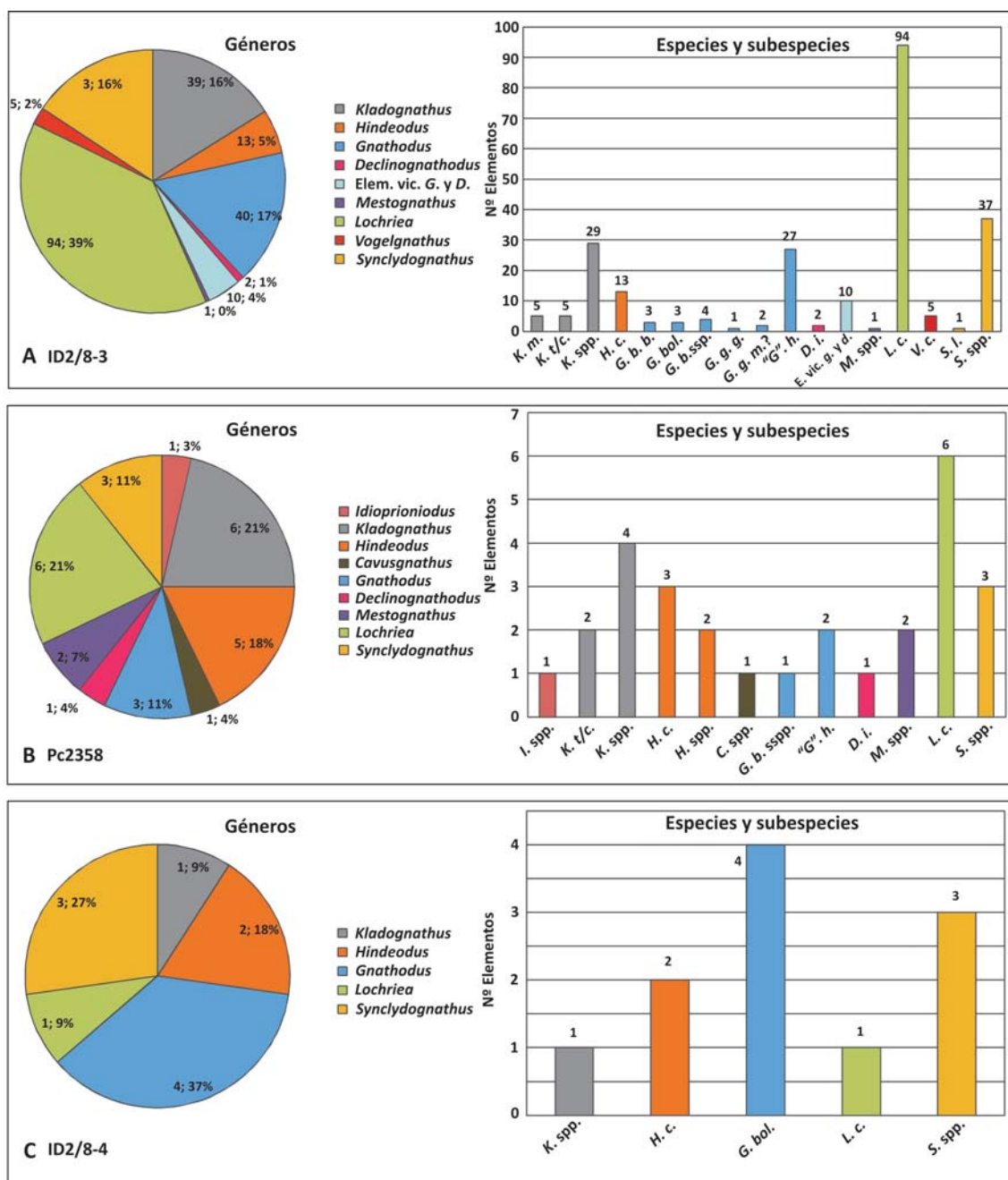


Figura 9.8.- Gráficos de sectores y barras en los que se documentan los géneros y, especies y subespecies, respectivamente, registrados en algunos niveles de la Formación Idmarrach, sección Idmarrach 2. En el diagrama de sectores se indican el número de ejemplares obtenidos por género y el porcentaje que representan en la asociación. A) Nivel ID2/8-3, B) Nivel Pc2358, C) Nivel ID2/8-4. *I. spp.*: *Idioprioniodus* spp., *K. m.*: *Kladognathus macrodentata*, *K. t/c.*: *Kladognathus tenuis/complectens*, *K. spp.*: *Kladognathus* spp., *H. c.*: *Hindeodus cristula*, *H. spp.*: *Hindeodus* spp., *C. spp.*: *Cavusgnathus* spp., *G. b. b.*: *Gnathodus bilineatus bilineatus*, *G. bol.*: *Gnathodus bollandensis*, *G. b. sspp.*: *Gnathodus bilineatus* sspp., *G. g. g.*: *Gnathodus girtyi girtyi*, *G. g. m.?*: *Gnathodus girtyi meischneri?*, "G". h.: "Gnathodus" homopunctatus, *D. i.*: *Declinognathodus inaequalis*, *E. vic. g. y d.*: Elementos vicariantes gnatódidos y declinognatódidos, *M. spp.*: *Mestognathus* spp., *L. c.*: *Lochriea commutata*, *V. c.*: *Vogelgnathus campbelli*, *S. l.*: *Synclydognathus libratus*, *S. spp.*: *Synclydognathus* spp.

se encuentra representado únicamente por elementos P_1 , de tipo pectiniforme y pequeños, que son más difíciles de poner en suspensión que los ramiformes (BROADHEAD *et al.*, 1990; MCGOFF, 1991) y, aunque sólo se registran 8 elementos, su presencia ya es mucho mayor y más destacada que en TZ2/4. La asociación

de conodontos podría haber ocupado las zonas submareales de la plataforma interna y gran parte de los taxones que la componen podrían ser eudémicos a miodémicos, excepto *Cavusgnathus*, *Mestognathus* e *Idioprioniodus*, que podrían ser entidades paradémicas o adémicas por su escasa presencia.

Los grupos fósiles representados en las muestras de esta sección hasta el nivel ID2/8, presentan una diversidad y abundancia moderadas a altas, especialmente en las muestras ID2/4-1, ID2/4-2, ID2/6-3, ID2/7-1, ID2/7-3. A partir del nivel ID2/6, destaca la abundancia elevada de braquiópodos respecto a otros grupos fósiles. En estos niveles se registran foraminíferos (comunes a casi todas las muestras), crinoideos, braquiópodos, briozoos, ictiolitos (muy abundantes, especialmente en ID2/5), corales (especialmente en los niveles de ID2/1 e ID2/2), gasterópodos, ostrácodos y espículas de esponjas (ID2/7-1). Las muestras del nivel ID2/8 presentan una diversidad similar, pero la abundancia de algunos componentes, como foraminíferos, ostrácodos, briozoos e ictiolitos aumenta, y la de braquiópodos, aunque se mantiene, disminuye hacia techo. Unas asociaciones con esta diversidad de bioclastos, muchos de ellos como componentes enteros en las muestras del residuo sólido, implica un medio con unas condiciones marinas normales de salinidad, buena oxigenación de las aguas y disponibilidad de nutrientes. El encontrar fragmentos de diferente tamaño indicaría momentos puntuales de mayor energía como para producir la fragmentación de los organismos, pero no energía constante como para que se produzca un transporte y una selección continuada en el tiempo. La composición bioclástica también indicaría un medio submareal dentro de la plataforma interna.

La composición de las muestras ID2/8-4 e ID2/9 señala un cambio en la sedimentación hacia condiciones cada vez más someras, reflejándose esta tendencia de forma evidente en la muestra Pc2359. Como puede observarse en el Anexo III, la diversidad y abundancia de elementos conodontales disminuyen notablemente. Aunque la disminución en la abundancia ya se registra desde la muestra Pc2358 (28 elementos recuperados), la diversidad en esta muestra todavía se mantiene similar a la de las muestras más antiguas (Anexo III). En ID2/8-4 (Anexo III, Figura 9.8C) sólo se registran 18 elementos, de los cuales se ha identificado 1 elemento M perteneciente a *Kladognathus* spp., 2 elementos (1 elemento P₂ y un elemento M) de *Hindeodus cristula*, 4 elementos P₁ de *Gnathodus bilineatus bollandensis*, 1 elemento M de *Lochriea commutata* y 3 ejemplares de *Syncladognathus* spp (1 elemento P₂ y 2 elementos S). Como se puede observar sigue produciéndose una mezcla de elementos de aguas relativamente someras con otros de aguas más profundas, pero proporcionalmente la presencia de *syncladognátidos* es mayor, al haber disminuido marcadamente la de *lochrieidos*, *gnatódidos* e *hindeódidos*. La muestra ID2/9 (Anexo III) presenta una diversidad y abundancias aún menores, con 4 ejemplares de *Kladognathus* spp. (2 elementos M y 2 elementos S), 1 elemento P₁ de *Hindeodus cristula* y 3 ejemplares de *Syncladognathus* spp. (1 elemento P₁, 1 elemento P₂ y 1 elemento S). Ya en esta muestra se observa un predominio de ejemplares de taxones de aguas más someras, como son *kladognátidos* y *syncladognátidos*, y la escasez de *hindeódidos* (1

ejemplar) y ausencia de *gnatódidos*. Todo ello señala a un episodio de somerización dentro de la plataforma que culmina con los 6 ejemplares obtenidos de la muestra Pc2359, de los que sólo 3 pudieron ser clasificados (1 elemento P₁ de *Cavusgnathus* spp., 1 elemento asignado a *Gnathodus girtyi rhodesi* y 1 elemento P₁ de *Syncladognathus* spp). La influencia de siliciclásticos en estas últimas muestras y, por lo tanto, en estos últimos niveles de Idmarrach 2 es cada vez mayor, así como el aumento de limonita y óxidos de hierro en las muestras, encontrándose muchos bioclastos limonitizados. En cuanto al resto de grupos fósiles, las muestras ID2/9 y Pc2359 presentan una mayor diversidad por muestra que las del nivel ID2/8, registrándose foraminíferos, algas calcáreas, crinoideos, briozoos, esponjas, ostrácodos, corales (fragmentos), gasterópodos, equinoideos, braquiópodos (ID2/9), bivalvos (Pc2359) e ictiolitos (abundantes en ID2/9). La mayoría de los componentes se encuentran como fragmentos, o partes disgregadas de ellos, excepto en el caso de foraminíferos y ostrácodos que se obtienen como elementos enteros, al igual que formas juveniles de braquiópodos, bivalvos y gasterópodos. Aunque la diversidad es alta, la abundancia es, por el contrario, baja en la mayoría de los grupos fósiles representados, hallándose de algunos de ellos, uno o escasos restos. Hacia techo de Idmarrach 2 se depositan conglomerados y areniscas de color rojizo de facies deltaicas que, junto con todo lo anterior, indican un cambio a una sedimentación de tipo continental y el inicio de la regresión del Bashkiriense en la parte central de la Meseta Occidental.

Formación Tírhela

La sección de Tírhela presenta una evolución sedimentológica similar a la sección de Idmarrach 2, con una parte basal de calizas bien estratificadas y calizas nodulares, cuyo contenido en margas va aumentando hacia techo, depositadas en un ambiente submareal dentro de la plataforma interna. La gran diferencia con la sección de Idmarrach 2 y, por lo tanto, con la Formación Idmarrach, es que la etapa regresiva del Bashkiriense se encuentra mucho mejor representada, desde aproximadamente la mitad de la sección hasta el techo (CÓZAR *et al.*, 2011). Comienza con calizas nodulares con delgadas pasadas de arcillas y lutitas que implican el inicio de las facies deltaicas. A continuación se depositan calizas arenosas con pasadas de microconglomerados a techo, con niveles de areniscas calcáreas y conglomerados de color rojizo con bases erosivas correspondientes a canales distributarios del frente deltaico. Entre los distintos bancos de calizas, areniscas y conglomerados se depositan lutitas, en lugar de las margas de la base de la sección. En esta parte de la sección se encuentran, bien diferenciados, momentos más inestables en la sedimentación en los que hay un aumento de siliciclásticos debidos al frente deltaico y otros más tranquilos y de larga duración que permiten el depósito de carbonatos y lutitas.

En cuanto a elementos conodontales, aproximadamente la mitad de las muestras no ha sido productiva y las que lo fueron presentan un registro muy poco abundante y diverso de este grupo fósil (Anexo IV). La muestra Pc3304 produjo 3 elementos, 2 de ellos elementos S de *Syncladognathus* spp. y un fragmento de elemento S que no ha podido ser clasificado. En las muestras Pc3320 y Pc3330A sólo se obtuvo un elemento conodontal en cada una de ellas; en la primera un elemento S de *Syncladognathus* spp. y en la segunda un elemento M de *Kladognathus* spp. La muestra Pc3364 produjo un elemento P₁ de *Mestognathus* spp. y un fragmento de elemento S no identificado. La muestra Pc3372 produjo 3 elementos conodontales, un elemento S perteneciente a *Kladognathus* spp., un elemento P₁ de *Syncladognathus* spp. y un fragmento de elemento P que no se pudo determinar taxonómicamente. Por último, en la muestra Pc3377 se obtuvieron 5 elementos conodontales, 2 elementos P₁ y un elemento S₀ de *Hindeodus cristula* y 2 elementos S no identificados. Como se puede observar, con los escasos conodontos recuperados no se pueden realizar consideraciones paleoecológicas detalladas. Sólo se puede señalar que las condiciones ambientales del medio no eran favorables para la presencia de conodontos y la existencia de energía en el medio para que se produjese transporte postmortem, ya sea para trasladar los elementos a otras áreas de la plataforma o de estas otras áreas a los medios representados por las muestras tomadas. El contenido bioclástico de las distintas muestras de esta sección presenta una diversidad y abundancia muy bajas. En el residuo sólido se obtienen con más frecuencia foraminíferos, crinoides e ictiolitos, y, en menor grado, braquiópodos, fragmentos de corales, algas calcáreas, fragmentos de equinoideos y ostrácodos. La presencia de cuarzo es común en casi todas las muestras, y el número de bioclastos limonitizados y hematitizados aumenta hacia techo, especialmente en las muestras más jóvenes, en las que de los pocos fósiles que contienen, un gran número son de color rosado a rojizo. Además, en varios niveles se obtienen cubos euhedrales y bien desarrollados de pirita, algunos incluso oxidados. En general, se puede considerar que la mitad inferior de la sección, aunque represente un medio submareal similar a gran parte del representado en la Formación Idmarrach, sería más somero que aquél, debido al escaso y poco diverso contenido bioclástico, a una presencia mayor de siliciclásticos y a la presencia bastante común de bioclastos limonitizados y hematitizados.

Biofacies reconocidas en la región de Adarouch

Las secciones muestreadas para conodontos de la región de Adarouch presentan una escasa uniformidad en número de muestras productivas y, por tanto, de niveles productivos en las distintas secciones, y en el número de ejemplares recuperados de las muestras productivas. Este hecho no ha permitido un estudio paleoecológico detallado de las asociaciones de conodontos registradas para los diferentes medios sedimentarios representados

en las distintas secciones. Los niveles que han producido elementos conodontales y las asociaciones que han podido interpretarse a partir de ellos son escasos.

En la Formación Tizra y en las muestras estudiadas de las facies de destrucción de montículos microbianos de las secciones de Tizra 2, Tizra 9 y Tizra 11, se reconoce una asociación característica y, tal vez, la única biofacies que puede definirse con suficiente detalle y que se corresponde claramente con un medio sedimentario. Si se observan los gráficos correspondientes a las muestras tomadas de base a techo de estas facies laterales (Figs. 9.2 y 9.3; Anexo I), se ve que *Idioproniodus* aumenta su proporción de ejemplares de la muestra de la base (TZ2/4-1) a la última muestra productiva de techo (TZ2/4-2). Además, si se compara la abundancia de *Idioproniodus* en la asociación de conodontos de estas facies de la sección de Tizra 2 o en las mismas facies de las secciones Tizra 9 y Tizra 11 (Figs. 9.3b, c; Anexo I) respecto a las de las secciones estudiadas de las otras formaciones (Fm Akerchi, Fm Idmarrach y Fm Tihela; Figs. 9.5-9.8; Anexos II-V) se puede concluir que este taxón presentaba una predilección importante por este tipo de facies y que, por lo tanto, es el componente más representativo de las asociaciones de conodontos de las muestras de TZ2/4. Debido a esto, se ha reconocido la biofacies de *Idioproniodus* como la biofacies característica de las facies laterales de destrucción de los montículos microbianos de la Formación Tizra.

Las secciones de Akerchi, Idmarrach y Tihela, se caracterizan por registrar una mezcla de faunas de ambientes someros y de ambientes profundos. En la Formación Akerchi, constituida por materiales característicos de facies someras de la plataforma, aunque proporcionalmente los taxones de aguas someras tienen una mayor representación, no predominan de forma clara cavusgnátidos ni mestognátidos, como es el caso de la biofacies de cavusgnátidos reconocida por KRUMHARDT *et al.* (1996). Solamente en la caliza arenosa con bandas de estromatolitos indicativo de medios intermareales, sobre el que se tomó la muestra Pc2770, *Cavusgnathus* y *Mestognathus* son los taxones más representados en la asociación recuperada, por lo que podría decirse que las facies son muy someras, pero los valores de abundancia son tan bajos que no permiten establecer de forma determinante que la asociación original estuviese dominada por estos taxones. En gran parte de las muestras de esta formación, se registran elementos de *Gnathodus*, *Lochriea* e *Hindeodus*, indicativos de medios marinos más profundos y condiciones marinas normales. Aunque estos elementos hayan sufrido transporte postmortem, serían desde áreas próximas implicando, por lo menos, condiciones marinas no restrictivas. Otro componente importante de esta asociación es *Syncladognathus*, reconocido en medios marinos someros a algo más profundos.

En la Formación Idmarrach, sólo se registra una asociación cuya composición es más o menos constante en todas las muestras de las secciones de esta formación y

que está constituida, como ya se ha mencionado, por la mezcla de taxones de aguas someras y profundas. Si se compara con la biofacies de *cavusgnátidos*-*kladognátidos* de KRUMHARDT *et al.* (1996), se observa que aunque la asociación de Idmarrach presenta taxones similares (*Cavusgnathus*, *Kladognathus*, *Gnathodus*, *Hindeodus*, *Lochriea*, *Vogelgnathus* e *Idioprioniodus*), en la segunda los componentes mayoritarios de la asociación son *cavusgnátidos* y *kladognátidos*, aumentando el número de *kladognátidos* a medida que se desplaza a zonas más profundas. En el caso de Idmarrach, los componentes mayoritarios son *gnatódidos* y *lochrieidos* seguidos de *kladognátidos* y *synclydognatídidos*, fundamentalmente, lo que indica una composición distinta a la biofacies documentada por KRUMHARDT *et al.* (1996). La asociación, por el porcentaje de componentes y taxones registrados, aunque similar, indica un medio marino más profundo que en la Formación Akerchi.

La Formación Tirlhela no ha proporcionado elementos conodontales suficientes como para realizar mayores consideraciones paleológicas de las asociaciones.

Cuenca de Tindouf

La sucesión de la sección compuesta de Tinguiz Remz se caracteriza por ser una sucesión mixta de siliciclásticos y carbonatos (Fig. 3.14). En la parte inferior de la sección estratigráfica, la Fm Betaina presenta pizarras intensamente bioturbadas (Facies FP4 de CÓZAR *et al.*, 2014c y descritas en el capítulo de Estratigrafía) y niveles de pizarras y limolitas (FP2) con areniscas de grano grueso con laminación cruzada y localmente estratificación cruzada de tipo herring-bone, correspondientes a mudstones de prodelta (FP2) y a frentes deltaicos y canales distributarios (FA1) depositados en ambientes submareales de la plataforma/rampa media (CÓZAR *et al.*, 2014c). A partir de los primeros niveles de carbonatos (capas 1 y 2), CÓZAR *et al.* (2014c) interpretan la sedimentación del conjunto de pizarras arenosas de grano fino con estratificación cruzada de tipo hummocky (FP2), areniscas de grano grueso y fino con laminación cruzada (FA1 y FA2), pizarras y limolitas (FP1), y del resto de niveles carbonatados de parte de la Fm Betaina y gran parte del miembro inferior de la Fm Ouarkziz, como depósitos de plataforma/rampa media, que permanecen hasta la capa de carbonatos E. La capa 2 es una caliza arenosa encrinítica con granos de cuarzo, braquiópodos y briozoos (FC1) considerada como una barra bioclástica/arenosa incipiente, influenciada por la sedimentación deltaica que continúa produciéndose. En la capa de calizas 1, se registra el primer biostromo (FC6) reconocido en la sección (CÓZAR *et al.*, 2014a, b, c; RODRÍGUEZ *et al.* 2013b), desarrollado en condiciones submareales y que no se encuentra afectado por tormentas. Sobre esta última capa se depositan nuevamente las areniscas de grano grueso (FA1) y las pizarras arenosas de grano fino (FP2). Intercaladas entre estas últimas hay otras areniscas de grano fino (FA2), también de depósitos deltaicos y nuevos niveles de carbonatos. La capa A

es un nuevo biostromo (FC6) y la capa B un nivel de calizas bioclásticas con abundantes braquiópodos (FC5) que se ven favorecidos por las condiciones submareales del medio. Las capas C y D son calizas arenosas encriníticas con abundantes granos de cuarzo (FC1) que presentan laminación paralela y ripples de oleaje (capa C), también consideradas como barras incipientes en condiciones submareales.

Un nuevo cambio en la sedimentación viene indicado por el depósito en la parte superior de la Fm Betaina y gran parte del miembro inferior de la Fm Ouarkziz, de unas pizarras y limolitas sin casi contenido fosilífero, bioturbación o estructuras sedimentarias que reflejan depósitos de prodelta. Los niveles carbonatados con abundantes granos de cuarzo (FC1) y los de pizarras y limolitas a techo de la Fm Betaina serían indicativos de la transición de una sedimentación del frente deltaico distal a una del frente deltaico proximal. Aún así, el techo de la Fm Betaina viene marcado por un gran paquete de areniscas de grano grueso con laminación cruzada (FA1) que representa el mayor resalte de la cadena montañosa de Djebel Ouarkziz. El contenido bioclástico de la mayoría de las muestras de los niveles carbonatados es un reflejo de las facies poco profundas a someras representadas en esta sección. Muchas de las muestras de gran parte de la sección presentan en el residuo sólido, foraminíferos y crinoides como componentes más comunes, aunque siguen siendo muy escasos en número. Otros componentes de estas primeras muestras de la sección de Tinguiz Remz que abarcan la parte superior de la Formación Betaina y parte basal de la Formación Ouarkziz son gasterópodos, escolecodontos e ictiolitos. En el estudio de microfacies elaborado por CÓZAR *et al.* (2014c) también reconocen briozoos, braquiópodos, ostrácodos y algas calcáreas.

El miembro inferior de la Formación Ouarkziz se caracteriza en gran parte por pizarras y limolitas (FP1) entre las que se intercalan distintos niveles carbonatados y areniscas de grano fino (FA2). Comienza con un nivel de calizas bioclásticas con abundantes braquiópodos (capa E, FC5) que junto con las pizarras suprayacentes representan los últimos depósitos en condiciones submareales en la plataforma/rampa media. La capa F son calizas arenosas/bioclásticas laminadas (FC2) con abundantes granos de cuarzo y peloides, y con presencia de ripples de oleaje, laminación paralela y cruzada, y estratificación cruzada de tipo hummocky localmente. En las capas E y F también son muy comunes los granos de cuarzo, ooides, peloides, intraclastos, grapestones y clastos con envueltas micríticas. Esta facies presente en la capa F (FC2) y también en la capa G, se desarrolló en un medio de plataforma/rampa media a interna y habría generado un bajío afectado por el oleaje y las tormentas. Como mencionan CÓZAR *et al.* (2014c) esta capa representaría el final de la tendencia regresiva observada a lo largo de la Fm Betaina y base de la Fm Ouarkziz. Según estos autores, estas capas representan un cambio del medio sedimentario, de un medio subma-

real de plataforma/rampa externa a media, que caracteriza a la Formación Betaina a un medio intermareal de plataforma/rampa media en el que se inicia la sedimentación de la Formación Ouarkiz.

Las capas H-I se encuentran en gran parte dolomitizadas (FC9) y las muestras apenas contienen bioclastos. Las facies que se reconocen son de calizas con concentraciones de braquiópodos (FC5, capa H), calizas oolíticas de grandes ooides radiales (FC3) y un parabiostrómo de colonias de corales rotas y transportadas incluidas en una matriz muy bioclástica y con una selección muy pobre (FC7, capa I). La capa J se corresponde con una caliza oolítica también de grandes ooides radiales con muy pocos bioclastos y base dolomitizada. Las capas H2 y J representan ambientes deposicionales similares que, aunque sean grainstones oolíticos, para CÓZAR *et al.* (2014c) indican el desarrollo de bajíos arenosos en condiciones intermareales. A partir de la capa K, aumenta la diversidad de bioclastos observada en lámina delgada y coincide según CÓZAR *et al.* (2014c) con una profundización del medio y el desarrollo de condiciones submareales dentro de la plataforma/rampa media. Esta capa presenta base y techo dolomitizados pero en su parte media la facies es de calizas bioclásticas y litoclásticas cuyos componentes principales son crinoides, braquiópodos, intraclastos, foraminíferos y moluscos (FC4). La capa L son calizas con abundantes braquiópodos, encontrándose gran parte de ellos posición de vida. A partir de esta capa, las facies de pizarras cambian, depositándose pizarras y margas (FP3), con bioclastos escasos o ausentes en la que se encuentran intercaladas diversas capas de carbonatos (capas M a P) y niveles de areniscas de grano fino (FA2). La capa M constituye un nuevo parabiostrómo de colonias de corales con escaso transporte (FC7), al igual que en la capa P, sólo que esta última presenta su base dolomitizada (FC9). La capa N presenta diversos niveles con diferentes facies que de base a techo son calizas bioclásticas con litoclastos (FC4), calizas arenosas y bioclásticas laminadas (FC2), calizas arenosas encriníticas (FC1) y, nuevamente calizas bioclásticas y litoclásticas (FC4). En esta capa se pueden observar diversas estructuras sedimentarias, como laminación paralela y laminación cruzada. Las capa O1 y O2 presentan la misma facies, calizas con abundantes braquiópodos (FC5), diferenciándolas el hecho de que la capa O2, además de presentar una mayor potencia, presenta su parte media dolomitizada (FC9). Las unidades N y O2 desarrollan, además, un firmground en sus techos con una cubierta de minerales de hierro que recubre tanto el sustrato como los bioclastos. Este hecho y el encontrarse intensamente bioturbadas indicaría, para CÓZAR *et al.* (2014c) que estas capas representarían el ambiente con las condiciones más profundas dentro de la plataforma/rampa media. Según estos mismos autores, el intervalo sedimentario registrado entre las capas de carbonatos K-P, indicaría una estabilización dentro de la plataforma/ rampa, manteniéndose unas condiciones submareales con depósitos de carbonatos de mayor po-

tencia que los registrados en la parte infrayacente de la sucesión de Tinguiz-Remz. Aunque las condiciones fueran más estables, éstos se habrían visto afectados por tormentas, siendo localmente importante como en las capas N, P y O1. Las escasas estructuras sedimentarias, la escasez de terrígenos y la alta biodiversidad señalan la precipitación de carbonatos en un ambiente relativamente tranquilo dentro de la plataforma/rampa media, entre el nivel de base de tormentas y el nivel de oleaje. En el residuo sólido obtenido de las muestras para conodontos, no se observa un aumento de diversidad de bioclastos hasta la muestra del techo de la capa M (muestra M2 en la parte media de la capa M), especialmente marcado en la muestra de la capa N, registrándose además de foraminíferos y crinoideos como en las muestras anteriores, algas calcáreas, equinoideos, braquiópodos, bivalvos y conodontos. En el estudio de microfacies se reconocieron también briozoos y ostrácodos.

A partir de las capas O y P, el contenido en bioclastos disminuye tanto en el observado en lámina delgada como en el residuo de las muestras para triado y que según CÓZAR *et al.* (2014a, b, c) podría estar relacionado con el progresivo aumento de la dolomitización de las capas. Las capas de carbonatos Q, R (ambas dolomicritas laminadas, FC8) y S (S1-S5 alternancia de dolomicritas laminadas y calizas arenosas y bioclásticas, FC2) se caracterizan por un contenido fósil muy pobre. En la capa Q y R, CÓZAR *et al.* (2014c) reconocen tapices microbianos de cianobacterias y, a techo de la capa Q, grietas de desecación. Entre estas capas se depositan pizarras y limolitas que representan mudstones de prodelta. La capa S3, además de un escaso contenido y abundancia de bioclastos (crinoides, foraminíferos algas verdes, moluscos, briozoos y braquiópodos) se caracteriza fundamentalmente por los abundantes micropeloides, al igual que la base de la capa T. En esta última capa, por encima de las facies de dolomicritas laminadas con micropeloides, laminación cruzada y tapices microbianos (FC8), se desarrolla una facies de calizas oolíticas (FC3). Entre las capas R y U, hay distintos intervalos cubiertos que, según CÓZAR *et al.* (2014c) se correlacionarían con las pizarras con piritita (FP5) registradas cerca de Fom Defili, en Fom Ferherech (en el sector oriental del flanco norte del sinclinal de Tindouf) y que presentan niveles de yeso de origen primario. Aunque en Tinguiz Remz no afloran estas pizarras, también se observan lentejones de yeso, aunque en esta zona su origen es posiblemente diagenético. CÓZAR *et al.* (2014c) consideran que esta parte de la secuencia, con facies de calizas con laminación paralela y cruzada con escasos fósiles (FC2 y FC3), de dolomicritas laminadas con tapices microbianos, porosidad fenestral y grietas de retracción (FC8), y la presencia en zonas cercanas de pizarra con piritita y yeso (FP5), implican un cambio marcado en el ambiente deposicional de la plataforma/rampa, pasando de unas condiciones submareales en la plataforma media a unas condiciones intermareales a supramareales dentro de la plataforma/ rampa interna. De hecho, según estos autores, esta sedimentación reflejaría el desarrollo de

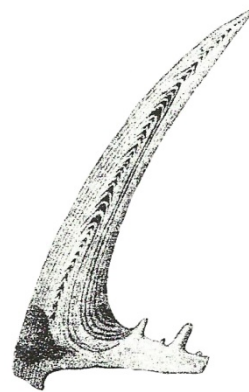
sabkhas en algunos niveles de la secuencia sedimentaria definida por las capas Q-T y que, como señalan, ya fue sugerido por CONRAD (1972b) y CAVAROC *et al.* (1976).

Por último, se produce una nueva profundización en la plataforma/rampa, reflejada en las capas U y V que se caracterizan por ser un parabiostromo (FC7) y una caliza bioclástica con abundantes braquiópodos (FC5), respectivamente. En ellas se observa un aumento en el contenido fósil, tanto en lámina delgada como en el residuo sólido para conodontos. Cabe señalar, que en el residuo para triado, este aumento ya se observa en la muestra de la capa T que, conjuntamente con las capas U y V, presentan foraminíferos, crinoideos, ostrácodos, algas calcáreas, braquiópodos, escolecodontos, gasterópodos, ictiolitos y conodontos. COZAR *et al.* (2014c) señalan que estos depósitos representarían un retorno a condiciones submareales dentro de una plataforma/rampa media, viéndose estos depósitos afectados con frecuencia por tormentas por hallarse colonias de corales tanto rotas como *in situ* (RODRÍGUEZ *et al.*, 2013b).

Las facies poco profundas a someras y con influencia de sedimentos continentales registradas en la sección no son favorables para la presencia de conodontos. Así se demuestra por la baja diversidad y abundancia de elementos conodontales recuperados en las pocas muestras que fueron productivas (Anexo V). La muestra de la capa N produjo 4 elementos pertenecientes cada uno a *Kladognathus* spp. (elemento S), *Cavusgnathus* spp.

(elemento P₁), *Mestognathus bipluti* (elemento P₁) y *Lochriea commutata* (elemento P₁). En la muestra de la capa T se identificaron 2 elementos M y 2 elementos S de *Kladognathus* spp., 2 elementos P₁ de *Hindeodus cristula*, 1 elemento P₁ de *Cavusgnathus unicornis* y, 1 elemento M y un elemento S de *Cavusgnathus* spp. *Idiognathoides sulcatus sulcatus?* se registra en la capa U, con 2 ejemplares, indicando claramente una edad de Bashkiriense temprano. En esta capa además, se obtuvo un fragmento de elemento S que no pudo ser clasificado. Por último, en la capa V, se obtuvo un elemento M de *Cavusgnathus* spp. Las asociaciones de taxones registradas presentan transporte postmortem debido a la falta de aparatos conodontales completos y a los pocos ejemplares recuperados. No es de extrañar que sea en la capa N en la que se encuentren los primeros ejemplares de toda la sección, ya que representa la facies más profunda y con menor influencia de terrígenos de toda la sucesión. Aunque sean facies más profundas, esta capa sigue representando un ambiente submareal no muy profundo, por lo que la asociación de conodontos registrada representa una mezcla de taxones de aguas someras y de otras más profundas. En general, se observa un predominio de taxones de aguas someras que, junto con el escaso número de elementos recuperados reflejarían las facies muy someras a poco profundas que caracterizan la sucesión y la influencia de los depósitos deltaicos. En función de lo anterior, no pueden realizarse interpretaciones paleoecológicas detalladas mediante conodontos para esta sección, aparte de lo ya mencionado.

10.-PALEOBIOGEOGRAFÍA



Prioniodus tulensis PANDER (1856,
p. 30, Tab. 2A, fig. 20)

10. PALAEOBIOGEOGRAFÍA

ALDRIDGE (1988), señala que a principios del Misisípico se observa un pequeño aumento en el número de géneros de conodontos que se originan en este momento (Fig. 10.1), relacionado con una radiación de formas del Misisípico inferior debido a la transgresión acontecida a principios del Carbonífero.

Aunque a principios del Carbonífero existiese una pequeña radiación de los conodontos, este período se caracterizó por una disminución lenta en la diversidad genérica (ALDRIDGE, 1988, Fig. 10.1). A finales del Viseense y principios del Namuriense, los conodontos experimentan una recuperación gradual, superando las tasas de aparición/radiación, a las de extinción, pero en el límite propuesto para el Misisípico-Pensilvánico, sufren una importante extinción según ALDRIDGE (1988). Aunque esta extinción no supera los dos géneros por millón de años, hay que tener en cuenta que su diversidad ya había disminuido notablemente aunque de forma gradual en el Carbonífero inferior (=Misisípico) (Fig. 10.1). De todas formas, esta extinción debe ser evaluada a nivel local tal como señalan SANZ-LÓPEZ *et al.* (2006), ya que en muchas zonas del Paleotethys, formas misisípicas perduran en el Pensilvánico.

HIGGINS (1981b) y SWEET (1988) señalan que los conodontofóridos presentan momentos en su registro en los que poseen una distribución geográfica amplia, existiendo numerosas formas cosmopolitas, mientras que en otros, se observa un marcado provincialismo y la presencia de formas endémicas. Por ejemplo, SWEET & BERGSTROM (1984) y SWEET (1988) reconocen la existencia de provincialismo en las faunas de conodontos del Ordovícico, mientras que KLAPPER & JOHNSON (1980) lo hacen en las faunas del Devónico Inferior y Medio.

Aunque SWEET (1988) no considera que el Carbonífero inferior (=Misisípico) se distinguiese por un provincialismo en la distribución de los conodontos, por lo menos a nivel genérico, también señala que CHARPENTIER (1984) indicó que a finales del Pensilvánico, con el cierre del Océano Reico, podrían haberse desarrollado faunas diferentes en zonas opuestas de Pangea. Como único cambio importante durante el Misisípico, SWEET (1988) menciona que a finales del Serpujoviense se produce un cambio en las faunas de conodontos, donde el linaje de *Cavusgnathus* es sustituido por el de *Adetognathus*, y se extinguen los linajes de *Gnathodus*, *Lochriea* y *Vogelgnathus*. En cambio, HIGGINS (1981b) señala que analizando los diferentes trabajos sobre conodontos para el Viseense superior-Namuriense publicados hasta ese momento, aunque las faunas de conodontos indicarían una naturaleza fundamentalmente cosmopolita, puede reconocerse un cierto provincialismo para este intervalo de tiempo, identificando dos “provincias” (comillas según el autor), la “provincia” del Midcontinent americano y la “provincia” de Eurasia, como se describen más adelante.

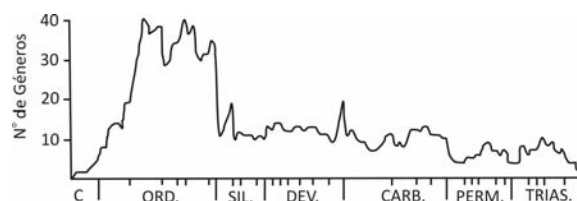


Figura 10.1.- Variaciones en la diversidad de géneros de conodontos a lo largo del Paleozoico y Triásico. Tomada de ALDRIDGE (1988).

10.1.- Marco paleogeográfico del Norte de África

En la elaboración del marco paleobiogeográfico del Norte de África se han empleado, fundamentalmente, los trabajos de BUMBY & GUIRAUD (2005); CAVAROC *et al.*, (1976); CHOUBERT (1952); CONRAD (1985); CÓZAR *et al.* (2008a, 2011, 2014a, b, c, 2015b); FABRE (2005); FRIZON DE LAMOTTE *et al.* (2013); HADDOUM *et al.* (2001); HOEPFFNER *et al.* (2005); KEPPI *et al.* (2010); LEGRAND-BLAIN *et al.* (1989); MICHARD *et al.* (1982, 2008, 2010); NANCE *et al.* (2010); SIMANCAS *et al.* (2009); SOMERVILLE *et al.* (2013); UNRUG (1997); VILLENEUVE (2005); ZIEGLER *et al.* (1995), entre otros autores.

Las diversas reconstrucciones paleogeográficas del Norte de África, no suelen considerar la parte central de la Meseta Occidental o Meseta Central, donde se localiza la región de Adarouch, ni la Cuenca de Tindouf como sumergidas. Por ejemplo, en las reconstrucciones de BLAKEY (2007, 2011, 2016) para el Tournaisiense superior (350 Ma) y Serpujoviense (325 Ma) como la del grupo PALAEOS (2002; Fig. 10.2 A) para el Serpujoviense (329 Ma) ambas regiones se consideran emergidas. En cambio, en el mapa paleogeográfico de SCOTSE (2002) para el Tournaisiense inferior (356 Ma), el de FEDOROWSKI (1981; Fig. 10.2B) para el Viseense-Alportense y el de HIGGINS (1981b) para el Viseense superior-Namuriense inferior (Fig. 10.4), tanto la Meseta Occidental como la Cuenca de Tindouf se encontrarían sumergidas. Estas últimas reconstrucciones concuerdan más con la información presentada por diversos autores, como en este trabajo, por la que ambas regiones se encontraban sumergidas, formando parte de los distintos “terranes” perigondwánicos (región de Adarouch en la Cuenca de Azrou-Khenifra, parte central de la Meseta Occidental) (p. ej., MICHARD *et al.*, 2008; 2010; SIMANCAS *et al.*, 2009; CÓZAR *et al.*, 2008a, 2011; SOMERVILLE *et al.*, 2013, entre otros) o de la vasta plataforma epeírica de tipo mixto que se desarrolló en el margen norte de Gondwana (p. ej., CONRAD, 1985; CÓZAR *et al.*, 2014a, 2014b, 2014c, 2015b, entre otros).

El dominio de la Meseta se desarrolló en bloques distales del margen norte de Gondwana que, de este a oeste, están representados por la Meseta Oriental, la Zona Central de la Meseta Occidental y el Bloque Costero también de la Meseta Occidental (MICHARD *et al.*, 2010). Estos subdominios se encontraban separados de Gondwana y entre ellos por zonas estrechas de corteza adelgazada (MICHARD *et al.*, 2010). Estos distintos bloques fueron el resultado de los distintos eventos de extensión cortical que se produjeron durante el Cámbrico, Ordovícico, Devónico y Carbonífero inferior desarrollándose una compleja red de canales marinos producidos por la rotura del margen noroccidental de Gondwana, fundamentalmente durante la etapa distensiva del Cámbrico-Ordovícico (MICHARD *et al.*, 2010). Durante de la Orogenia Varisca, estos subdominios se vieron deformados y acortados.

La Plataforma del Sahara constituyó una vasta plataforma mixta con depósitos carbonáticos y siliciclásticos que se desarrolló en el margen norte de Gondwana durante el Misisípico (CÓZAR *et al.*, 2015b). Está formada por diversas cuencas y subcuencas sedimentarias que actualmente se encuentran separadas por estructuras generadas por las orogenias Pan-Africana y Varisca (Anti-Atlas, Montañas de Ougarta, Escudo de Reguibat, Macizo de Hoggar) que se reactivaron posteriormente durante la Orogenia Alpina. El margen norte de la Plataforma del Sáhara se encuentra delimitado por el Frente Sud-Atlásico (FRIZON DE LAMOTTE *et al.*, 2013).

El margen norte de Gondwana fue de tipo pasivo durante gran parte del Paleozoico y su evolución fue controlada, fundamentalmente, por la evolución del Océano Reico (KEPPI *et al.*, 2010; NANCE *et al.*, 2010) y la Orogenia Varisca, que produjo la colisión entre Gondwana y Laurasia. Esta colisión provocó la transformación del margen pasivo en activo reactivando algunas estructuras neoproterozoicas del basamento (UNRUG, 1997; BUMBY & GUIRAUD, 2005) que, a su vez, controlaron en parte la morfología de las diferentes cuencas carboníferas suprayacentes. El Macizo pan-africano de Hoggar, el Escudo proterozoico de Reguibat y el Escudo de Leo actuaron como la líneas de costa estables, sobre los que se depositó la sucesión carbonífera en onlap sinsedimentario en las cuencas de Ahnet, Reggan, Tindouf (flanco sur) y Taoudenni (VILLENEUVE, 2005) (Fig. 10.3). Las Montañas de Ougarta (Fig. 10.3) se levantaron a favor del sistema de rift cámbrico que se reactivó durante la Orogenia Varisca y se deformaron durante el Pensilvánico y Pérmico (ZIEGLER *et al.*, 1995). Su emersión llevó a la división de la plataforma en dos regiones, Tafilalt-Béchar hacia el E y Tindouf-Taoudenni-Regann-Ahnet hacia el O y S, y a la acumulación de siliciclásticos en las cuencas saharianas (CÓZAR *et al.*, 2014b). Desde el Serpujoviense en adelante el Anti-Atlas se encontraba emergido en grandes zonas (CAVAROC *et al.*, 1976; FABRE, 2005; MICHARD *et al.*, 2008), mientras que en el Viseense, sólo algunos pequeños “inliers” se encontraban levantados (CHUBERT, 1952; CAVAROC *et al.*, 1976; MICHARD *et al.*, 1985; HOEPFFNER *et al.*, 2005). CÓZAR *et al.*, (2014c) se-

ñalan que es difícil precisar cuántos de los “inliers” proterozoicos del Anti-Atlas pueden considerarse como verdaderas estructuras emergidas, pero durante el Viseense superior, el Anti-Atlas puede considerarse como una estructura en proceso de emersión, con influencia sobre la paleobiogeografía de la región (CÓZAR *et al.*, 2014b). El levantamiento del Anti-Atlas probablemente supuso una barrera geográfica para la migración de faunas entre la Meseta Marroquí, al norte, y el Sáhara, al sur, que aisló parcialmente ambas zonas, produciendo ciertas diferencias en las faunas (CÓZAR *et al.*, 2014b, c). Tanto el Anti-Atlas como las Montañas de Ougarta se encontraban conectadas formando un arco montañoso marcado en el área del Sáhara (HADDOUN *et al.*, 2001; MICHARD *et al.*, 2008; CÓZAR *et al.*, 2014 c) (Fig. 10.3).

La Cuenca de Tindouf (Plataforma del Sáhara) actuó como un refugio ecológico durante el Serpujoviense y parte del Bashkiriense inferior (Voznesseniense-Krasnopolyaniense), ya que muchas especies y géneros típicos del Viseense de foraminíferos bentónicos, corales rugosos y braquiópodos persisten en el Serpujoviense, pero este hecho es más significativo en cuanto a la persistencia de taxones misisípicos en el Pensilvánico (SOMERVILLE *et al.*, 2013; CÓZAR *et al.*, 2014b). CÓZAR *et al.* (2014b) registran una influencia probable de las faunas norteamericanas en la Plataforma del Sáhara y en la Meseta Occidental en el Misisípico (LEGRAND-BLAIN *et al.*, 1989; CÓZAR *et al.*, 2008a, 2011), aunque limitada a unos pocos taxones, que pudieron haber migrado a través de los terranes perigondwánicos. Este hecho puede ser explicado según SOMERVILLE *et al.* (2013) y CÓZAR *et al.* (2014b) por la probable existencia de una corriente oceánica proveniente del N o NO, donde se estaba cerrando el Océano Reico (Fig. 10.4). Además de esta corriente, los autores anteriores indican la influencia importante de otra corriente oceánica dirigida hacia el O, paralela a la costa y procedente del Paleotethys (Fig. 10.4). Cabe destacar, que el cierre del Océano Reico no fue un evento único, de forma que durante el Devónico y Misisípico inferior se generaron y cerraron varios océanos marginales, evidenciándose en las secuencias de ofiolitas, registradas fundamentalmente en la Península Ibérica (AZOR *et al.*, 2008; PEREIRA *et al.*, 2010; Díez FERNÁNDEZ *et al.*, 2012; ARENAS *et al.*, 2014).

La influencia de una corriente proveniente de Laurasia en la Cuenca de Tindouf se evidencia en la presencia de taxones de foraminíferos distintivos de Laurasia, probablemente de los “terranes” de Avalonia o Meguma, sin que se observe su registro en cuencas intermedias como Francia, NO de España y la Meseta Marroquí (CÓZAR *et al.*, 2014b) (Fig. 10.4). Además, muchos taxones de corales rugosos que se registran en la Cuenca de Tindouf se encuentran presentes en el NO de Europa, pero no se registran en el N de Marruecos (p. ej.: Cuenca de Azrou-Khenifra) (RODRÍGUEZ *et al.*, 2012; SAID *et al.*, 2013; SOMERVILLE *et al.*, 2013), en función de lo cual SOMERVILLE *et al.* (2013) consideraron que una única ruta de migración de dirección N-

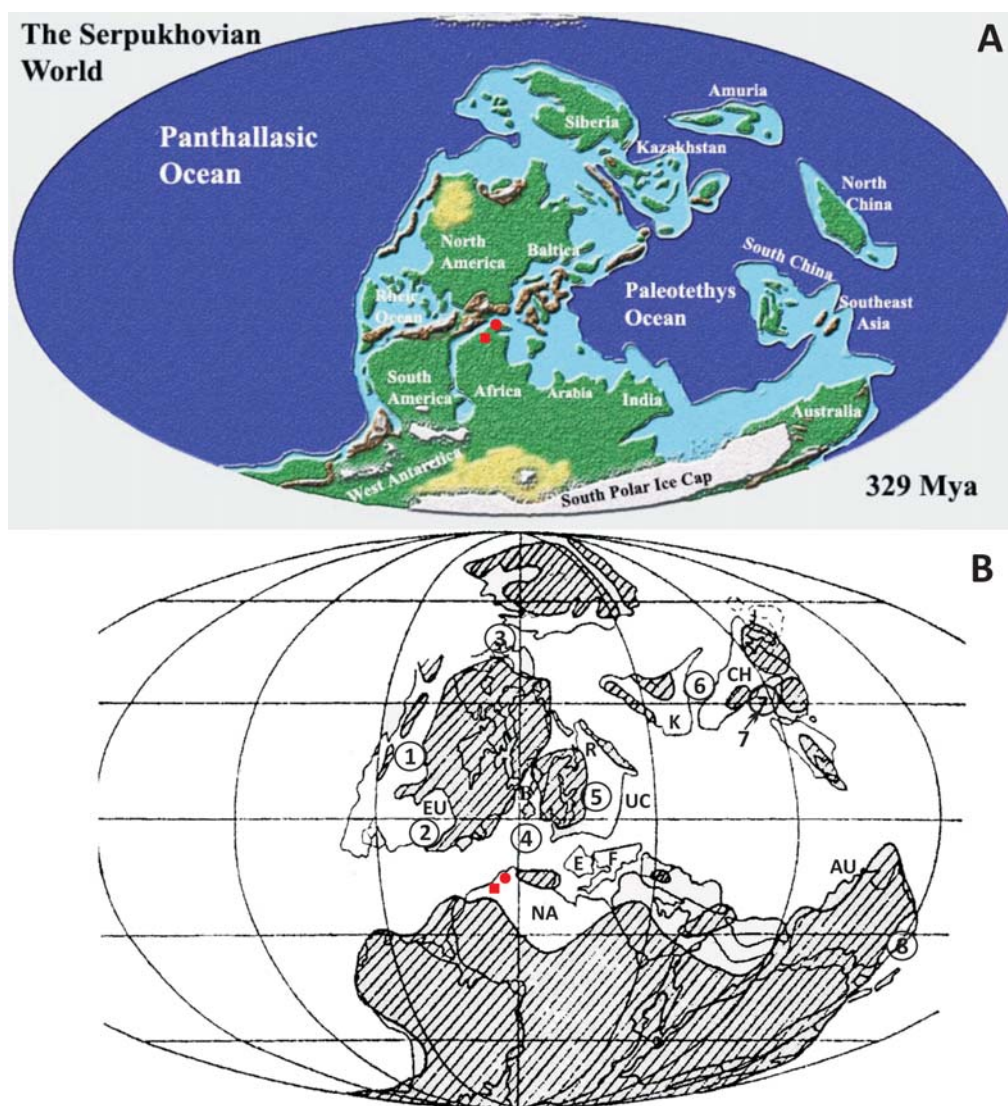


Figura 10.2.- Mapas paleogeográficos para A) el Serpujoviense (PALAEOS, 2011) y B) el Viseense-Alportense (FEDOROWSKY, 1981). AU: Australia, CH: China, E: España, EU: Estados Unidos, F: Francia, K: Kazajistán, R: Rusia, UC: Ucrania. Provincias: 1, Interna-occidental; 2, Sur-oriental; 3, Chukotka; 4, Europea-occidental; 5, Europea-oriental; 6, Asiática media; 7, China; 8, Australianiana. La región de Adarouch se indica con un círculo rojo y la Cuenca de Tindouf con un cuadrado rojo.

S desde el S de Europa al Sáhara como la propuesta por LEGRAND-BLAIN *et al.* (1989), no explicaría la existencia de faunas de corales con una clara afinidad con las faunas de las Islas Británicas y Bélgica. Estos hechos apoyarían la existencia de una corriente oceánica que se mantuvo en la zona durante el cierre del Océano Reico. Este océano tuvo su anchura máxima en el Silúrico, calculada en 4000 km aproximadamente (NANCE *et al.*, 2010), y se consideraba que su cierre tuvo lugar durante el Devónico-Tournaisiense y parte del Viseense, datándose la colisión entre Laurasia y Gondwana como Viseense superior-Serpujoviense, pero la existencia de foraminíferos con clara afinidad con Laurasia, indicaría que el cierre total del Océano Reico aún no se habría producido. CÓZAR *et al.* (2014b) sugieren que, teniendo en cuenta la extensión estimada de las cuencas saharianas antes del acortamiento Pensilvánico (HELG *et al.*, 2004; MICHARD *et al.*, 2008) y los posibles movimientos de las fallas (MICHARD *et al.*, 2008), la longitud de este océano para el

Viseense-Serpujoviense podría ser de aproximadamente 500 km. BLAKEY (2016) también propone una longitud de 400 km. Este océano podría explicar la existencia de una corriente oceánica desde los “terrane” perigondwánicos de Avalonia a Gondwana y la presencia de faunas de Laurasia en Tindouf.

La otra corriente provendría del Paleotethys, paralela a la costa del margen norte de Gondwana, y podría explicar las diferencias en las faunas entre las cuencas occidentales y las orientales de la Plataforma del Sáhara (Fig. 10.4). En las cuencas orientales, los foraminíferos bentónicos, corales rugosos y braquiópodos presentan unos rangos estratigráficos más normales, similares a los de otras cuencas del Paleotethys (CÓZAR *et al.*, 2014b). Esta corriente tendría una dirección de E a O, coincidente con la transgresión en la Plataforma del Sáhara del Viseense superior-Serpujoviense y con la posterior regresión cuya evolución se registra en dirección este (CÓZAR *et al.*, 2014b).

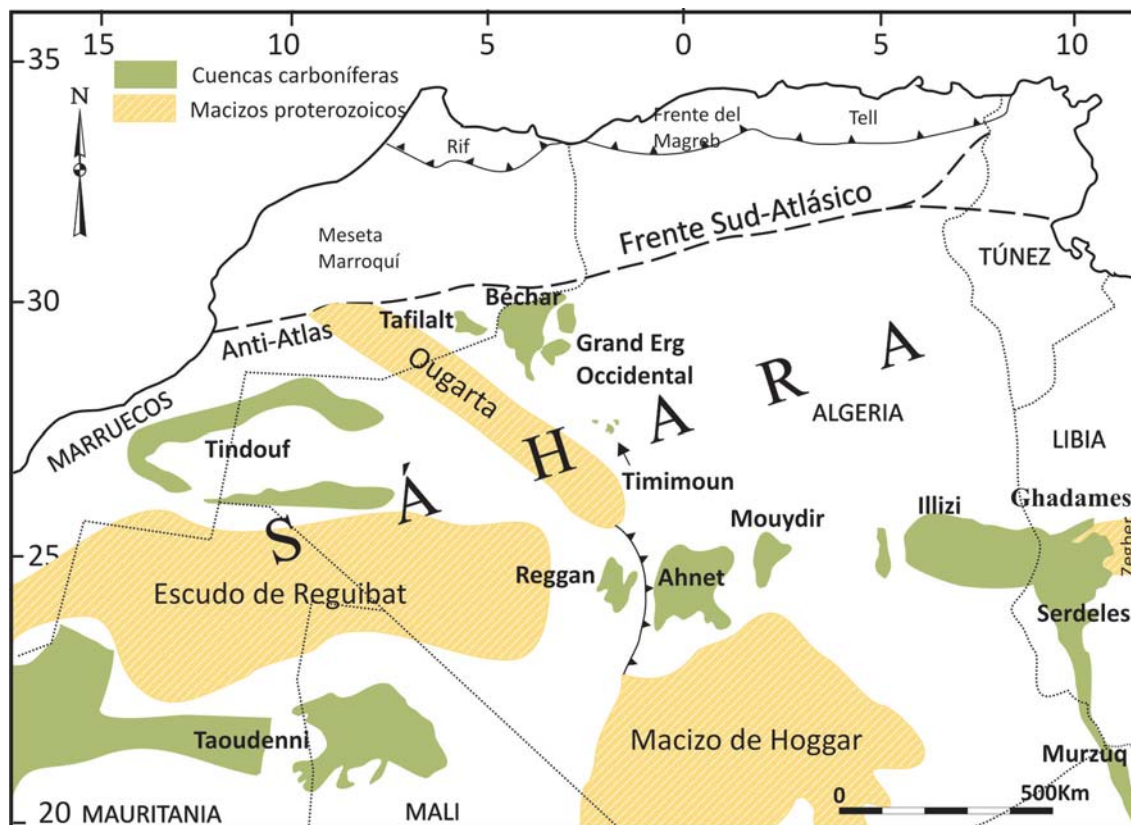


Figura 10.3.- Ubicación de las cuencas carboníferas y de los macizos proterozoicos en la Plataforma del Sáhara. Modificada de CÓZAR *et al.* (2015b).

La situación de la región de la Cuenca de Tindouf al sur del paleoecuador sigue siendo un tema controvertido, como indican CÓZAR *et al.*, (2014b). Según estos últimos autores, GOLONKA (2002) considera que se localizaba en una latitud de 30°S (340 Ma) mientras SCOTSE (2002), MCELHINNY *et al.* (2003) y TORSVIK & COKCS (2004) la ubican para el Viseense medio en los 40°-50°S, aunque BLAKEY (2011) la sitúa entre los 20°-30°S en el Tournaisiense superior (350 Ma). Posteriormente, después de una rotación en sentido horario (MERABET *et al.*, 1990) la Placa Africana cambiaría su posición a 10°S en el Serpujoviense (320 Ma) según MCELHINNY *et al.* (2003), 18°-24°S según DERDER *et al.* (2001, 2006) o 5-15°S según VAI (2003) durante el Moscoviense. CÓZAR *et al.* (2014b) indican que la Plataforma del Sáhara podría estar situada en los 10°-20°S durante el Serpujoviense. Al comparar estas faunas con las de Europa central observaron que (i) las faunas de la Cuenca de Tindouf son similares a las del Paleotethys, (ii) las asociaciones de foraminíferos, corales y algas, fundamentalmente, y conodontos, son muy diversas y similares a las descritas en cuencas ubicadas en posiciones del paleoecuador (p. ej., Inglaterra, norte de Francia o Bélgica) y que, (iii) la fauna endémica del Sáhara sólo se registra dentro de los braquiópodos gigantoprodúctidos y en algunos taxones de corales rugosos bashkirienses y foraminíferos. Esto implicaría, que el comienzo de la glaciación del Paleozoico superior no afectó de manera importante las faunas de la Cuenca de Tindouf y que, por lo tanto, su situación era próxima al Paleoecuador.

Uno de los problemas en el Norte de África que sigue sin resolverse es la edad de colisión entre el Bloque de la Meseta y la Plataforma del Sáhara. MICHARD *et al.* (2008) consideran que se produjo en el Viseense superior-Namuriense debido a la presencia de depósitos sintectónicos en el Alto Atlas, por ejemplo en Ait Tamlil y Skoura, cerca de depósitos caóticos de brechas y de tipo flysch en el Anti-Atlas, en las zonas de Tineghir y Tisdafine. En la Cuenca de Tindouf el evento tectonoestratigráfico más antiguo reconocido en la Plataforma del Sáhara se produce en el Viseense superior (CÓZAR *et al.*, 2015b). Esto último podría favorecer la propuesta de colisión de MICHARD *et al.* (2008), pero como indican CÓZAR *et al.* (2015b), existen diversos problemas para validar esta propuesta. Uno de ellos es que la bioestratigrafía de las áreas de Ait Tamlil y Tineghir no está estudiada en detalle, por lo que los depósitos sintectónicos de estas áreas podrían ser del Viseense medio de forma que, en ese caso, la colisión tendría una edad más antigua (CÓZAR *et al.*, 2015b). Además, es importante conocer si el régimen tectónico de la Meseta durante la conocida como fase Eo-varisca fue compresional o extensional como ya señalan FRIZON DE LAMOTTE *et al.* (2013). Estos últimos autores cuestionaron que las estructuras eo-variscas reconocidas en el Bloque de la Meseta, como las cuencas extensivas o transtensivas presentes en este bloque (HOEPFFNER *et al.*, 2005; MICHARD *et al.*, 2008, 2010) puedan deberse a esta fase de la Orogenia Varisca, proponiendo que su desarrollo se debiese a una anomalía térmica y levantamiento asociados a un evento magmático importante, como ya

fue sugerido anteriormente por SIMANCAS *et al.* (2009). CÓZAR *et al.* (2015b) señalan que si el régimen tectónico en la Meseta fue compresivo sería distinto del especificado para el Viseense superior en la Plataforma del Sáhara por lo que el Bloque de la Meseta aún no se habría anexionado a Gondwana y el inicio de la colisión se podría haber producido entre el Devónico Superior y el Viseense superior. Esto implicaría que habría que revisar las dataciones de los depósitos sintectónicos del Alto Atlas y del Anti-Atlas que permitirían datar la colisión. En cambio, si no se puede confirmar un régimen tectónico compresivo en el Devónico Superior-Carbonífero inferior para la Meseta, CÓZAR *et al.* (2015b) indican que entonces tanto el Bloque de la Meseta como la Plataforma del Sáhara podrían haber presentado regímenes extensivos o transtensivos similares, posiblemente relacionados con la misma anomalía térmica, lo que implicaría que la colisión ya se habría producido antes del Devónico Superior.

10.2.- Provincialismo en conodontos para el Carbonífero. Las provincias paleobiogeográficas de HIGGINS (1981b)

En la “provincia” de Eurasia y, especialmente en Europa, se reconocen dos faunas de conodontos, una característica del Viseense superior hasta el Chokierriense, dominada, fundamentalmente, por *Gnathodus* y *Lochriea* (*Paragnathodus*, según el autor) que, a partir del Chokierriense y Kinderscoutiense es sustituida por otra fauna, caracterizada por *Declinognathodus*, *Idiognathoides* y *Neognathodus* y en estadios posteriores por *Idiognathodus* (HIGGINS, 1981b). Dentro de la “provincia” euroasiática HIGGINS (1981b) observó que muchas de las variaciones en la composición de las asociaciones de conodontos de unas cuencas respecto de otras estaban más relacionadas con aspectos paleoecológicos que paleobiogeográficos. De esta forma, diferenció entre faunas de medios someros y de medios profundos. Ambas faunas o asociaciones presentan una diversidad y composición similares, pero variaban el predominio de unos taxones respecto de otros en la composición que está estrechamente relacionado con el tipo de medio representado, así como la presencia de unos taxones que se encuentran adaptados a un tipo de medio concreto.

Dentro de los medios de aguas profundas, HIGGINS (1981b) distinguió entre las asociaciones de los medios tipo cuenca respecto de, según el autor, los medios de plataformas submarinas profundas, que presentan secuencias calcáreas condensadas que abarcan el Devónico Superior-Namuriense inferior (hasta la Zona E₂). Éstas últimas presentan una diversidad algo menor que los medios de cuenca (HIGGINS, 1981b). En la descripción de los ejemplos de las dos biofacies de aguas profundas de HIGGINS (1981b) se observa que, en realidad, los grandes rasgos que las definen son similares, predominio de las formas de *Gn. bilineatus* y *Lochriea*, escasa a rara representación de *Gn. girtyi*, cavusgnátidos y mestognátidos, abundancia y diversidad localmente importantes de “*Gn.*” *homopunctatus* y *Vogelgnathus* y au-

sencia de apatognátidos. La principal diferencia es que en las secciones condensadas de la Zona Cantábrica, la diversidad de las formas del grupo *bilineatus* es mayor. Por ejemplo, en medios de cuenca para el Viseense superior-Namuriense inferior, *Gnathodus bilineatus* se encuentra representado por *Gn. b. bilineatus* y, especialmente en el Arnsbergiense se registran otras formas del grupo como *Gn. bilineatus bollandensis* [Inglaterra, Cuenca de Craven, HIGGINS (1975, 1985) y Stonehead Beck (VARKER, 1994); Cuenca del Donets, NEMYROVSKA (1999); Urales Meridionales (KULAGINA *et al.*, 1992)] y *Gn. postbilineatus* [Inglaterra, Cuenca de Craven, HIGGINS (1975, 1985) y Stonehead Beck (VARKER, 1994); Cuenca del Donets, NEMYROVSKA (1999); Urales Meridionales (KULAGINA *et al.*, 1992)]. En cambio, en zonas que el autor considera más profundas, como la Zona Cantábrica (España), la diversidad de las especies y subespecies del grupo de *bilineatus* (LANE *et al.*, 1980) es mayor. Las asociaciones más características de esta biofacies se han reconocido en la Zona Cantábrica (norte de España) donde para la parte superior del Viseense medio-Viseense superior, encontramos diversas formas de este grupo como *Gn. joseramoni*, *Gn. praebilineatus*, *Gn. bilineatus remus* y *Gn. bilineatus romulus*, seguidas de *Gn. bilineatus bilineatus*, *Gn. cantabricus* y *Gn. kienensis* (BELKA & LEHMAN, 1998; GARCÍA-LÓPEZ & SANZ-LÓPEZ, 2002a, b; SANZ-LÓPEZ *et al.* 2004, 2007; NEMYROVSKA, 2005), pasando gran parte de estos taxones al Serpujoviense (NEMYROVSKA, 2005; SANZ-LÓPEZ *et al.*, 2007), donde para el Arnsbergiense (E₂; Namuriense inferior, Serpujoviense superior), se incorporan nuevas formas como *Gn. bollandensis*, *Gn. truyolsi*, *Gn. post-bilineatus*, *Gn. bilineatus leonicus* y *Gn. millarensis* (SANZ-LÓPEZ *et al.*, 2006, 2007; NEMYROVSKA *et al.*, 2011; SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA, 2013).

En estas biofacies de aguas profundas, tanto en medios de cuenca como en los de plataformas submarinas profundas, los lochrieidos son muy abundantes, como se ha mencionado anteriormente. En el Viseense superior-Namuriense inferior/Serpujoviense no sólo se registra *L. commutata*, sino también las formas ornamentadas, como *L. nodosa*, *L. mononodosa*, *L. cruciformis*, *L. monocostata*, *L. costata*, *L. multinodosa*, *L. ziegleri* y *L. senckenbergica* (HIGGINS, 1981b; MENÉNDEZ-ÁLVAREZ, 1991; SKOMSPKI, *et al.* 1995; GARCÍA-LÓPEZ & SANZ-LÓPEZ, 2002a, b; NEMYROVSKA, 2005; SANZ-LÓPEZ *et al.*, 2006, 2007; NEMYROVSKA *et al.*, 2011; SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA, 2013; CÓZAR *et al.*, 2015a).

Gnathodus girtyi, aunque se encuentra presente en las cuencas de facies profundas del NO de Europa, no lo suele hacer con la diversidad y abundancia características de las facies de plataforma somera, registrándose muy pocas subespecies (HIGGINS, 1981b). Por ejemplo, en la Zona Cantábrica, *Gn. girtyi* es un taxón raro, representado fundamentalmente por la subespecie *Gn. girtyi girtyi*, aunque NEMYROVSKA (2005) también registra una subespecie reconocida en la Zona Cantábrica (sección de Triollo, Dominio Palentino) y los Pirineos,

Gn. girtyi pyrenaeus, y NEMYROVSKA *et al.* (2011) identifican formas transicionales de *Gn. girtyi girtyi*-*Gn. girtyi simplex* en la sección de La Lastra. Una excepción sería la Cuenca de Craven (norte de Inglaterra, HIGGINS, 1975, 1985), donde se registra una alta diversidad de subespecies de *Gnathodus girtyi*, tales como de *Gn. g. girtyi*, *Gn. g. collinsoni*, *Gn. g. rhodesi* y *Gn. g. intermedius* en el Viseense superior y por *Gn. g. girtyi*, *Gn. g. intermedius* y *Gn. g. soniae* en el Serpujoviense, aunque tal diversidad no es común.

Un ejemplo de abundancia local de *Vogelgnathus* es la que se produce en la sección de Triollo (León, Dominio Palentino, Zona Cantábrica; VAN DEN BOOGAARD, 1992; NEMYROVSKA, 2005), donde en el Viseense superior-Serpujoviense están presentes las especies ampliamente conocidas de *V. campbelli* y *V. postcampbelli* y donde NEMYROVSKA (2005) define las nuevas especies: *V. cantabricus* para el Viseense superior-Serpujoviense, *V. palentinus* en el Viseense superior y *V. triolloensis* en el Serpujoviense.

En la Cuenca de Craven (HIGGINS, 1975, 1985) también se encuentran presentes en el Pendleense-Arnsbergiense inferior (Namuriense inferior; subpisos equivalentes aproximadamente al Serpujoviense inferior) los kladognátidos y, desde el Viseense superior a la parte inferior del Westfaliense A, los idioprioniodidos. Dentro de estos últimos, *Geniculatus claviger* s.f., elemento P₁ de la especie multielemental *Idioprioniodus claviger* se registra desde el Pendleense al Arnsbergiense medio (Subzona E_{2b}). En la Zona Cantábrica *Idioprioniodus* se registra en el Viseense de Entrago, Olleros de Alba y Matallana (HIGGINS & WAGNER-GENTIS, 1982), Viseense de Carranques, GARCÍA-LÓPEZ & SANZ-LÓPEZ, 2002a, b) y Serpujoviense de La Lastra, (NEMYROVSKA *et al.*, 2011).

Ya en el Arnsbergiense a estas faunas de facies profundas en las zonas de cuenca descritas por HIGGINS (1981b) se les unen los adetognátidos (pero peor representados que en el Midcontinent) y *Rhachistognathus minutus*. A partir del Chokieriense dominan los declinognátidos, ligeramente después *Idiognathoides* y, a partir del Marsdeniense, *Idiognathodus*. En cuanto a *Declinognathodus*, en las facies de cuenca se registran *D. inaequalis*, *D. noduliferus*, *D. japonicus* y *D. lateralis* (HIGGINS, 1975, 1981b, 1985; RILEY *et al.*, 1994; VARKER, 1994), mientras que en las facies condensadas y más profundas de la Zona Cantábrica se reconocen los primeros declinognátidos, *D. berneseae* y *D. praenoduliferus* (NEMYROVSKA *et al.*, 2011; SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA, 2013), en el Arnsbergiense o en el Bashkiriense basal (límite Misisípico-Pensilvánico) dependiendo de los autores [SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA (2013) en el primer caso o NEMYROVSKA *et al.* (2011) en el segundo].

En función de lo anterior, se considera que la biofacies de sucesiones condensadas, la de plataformas submarinas profundas, es más bien un caso particular dentro de la biofacies de tipo cuenca y que, en realidad

debería considerarse como biofacies de aguas profundas de tipo cuenca y no como una biofacies distinta.

Según HIGGINS (1981b) las faunas de medios de cuenca son muy comunes en Inglaterra (Cuenca de Craven, norte de Inglaterra; HIGGINS, 1975; ver también HIGGINS, 1985 y Stonehead Beck, RILEY *et al.*, 1994; VARKER, 1994), Bélgica (HIGGINS & BOUCKAERT, 1968; VARKER & AUSTIN, 1974), Alemania (MEISCHNER, 1970), Cuenca del Donets (NEMYROVSKAYA, 1974; ver también trabajos posteriores de NEMYROVSKAYA, 1987; VDOVENKO *et al.*, 1990; POLETAEV *et al.*, 1991; NEMYROVSKA, 1999), Urales Meridionales (FURDUEY, 1979; ver también trabajos posteriores de KULAGINA *et al.*, 1992, 2001, 2011; NIKOLAEVA *et al.*, 2009) y España (HIGGINS, 1974; WIRTH, 1967; MARKS & WENSINK, 1970, según el autor). La otra biofacies de medios profundos de HIGGINS (1981b), reconocida en las plataformas submarinas profundas es la que se registra en el norte de España y la Montaña Negra en Francia.

La otra gran asociación de conodontos que reconoce HIGGINS (1981b) en la “provincia” euroasiática es la relacionada con medios de aguas someras como la registrada en las Series de Yoredale en el norte de Inglaterra (VARKER, 1968) y Escocia (CLARKE, 1960). Las faunas de aguas someras, excepto en medios muy someros donde se encuentran dominadas por mestognátidos y cavusgnátidos, son en esencia muy similares en diversidad respecto a las de aguas profundas, aunque existen diferencias en cuanto a la representatividad de los distintos taxones y la presencia de otros. En general, según HIGGINS (1981b) estas faunas se encuentran dominadas por *Gnathodus bilineatus* (ya sea *Gn. b. bilineatus* para el Viseense-E₁ o *Gn. b. bollandensis*, para el Arnsbergiense, E₂) y *Gn. girtyi*, que se encuentra bien representado por sus distintas subespecies (*Gn. g. girtyi*, *Gn. g. intermedius*, *Gn. g. soniae*, etc.). De hecho, los gantódidos son el grupo dominante en la Gayle Limestone (Brigantiense) del norte de Inglaterra (Bloque de Askrigg) que es de facies someras (DAVIES *et al.*, 1993). Los lochrieidos son abundantes, no sólo *L. commutata*, sino también sus formas ornamentadas a partir del Brigantiense (Viseense superior). Se caracterizan además por la presencia, relativamente importante en las asociaciones de *Synclidognathus*, especialmente de los elementos apatognatodontiformes que componen su aparato. *Cavusgnathus* y *Mestognathus* se encuentran presentes dentro de las asociaciones, en una proporción baja, pero no son elementos raros dentro de ellas. Además, DAVIES *et al.* (1993) registran *Idioprioniodus* y *Kladognathus* en la Gayle Limestone (norte de Inglaterra).

La “provincia” del Midcontinent de Norteamérica y posiblemente Sudamérica, está ocupada fundamentalmente por mares de plataformas intracráticas. En ella, HIGGINS (1981b) reconoce dos faunas, una en el Misisípico superior (Chesteriense) y otra, más moderna, en el Pensilvánico inferior (Morrowiense). Dentro de la fauna del Chesteriense diferencia a su vez, dos tipos de asocia-

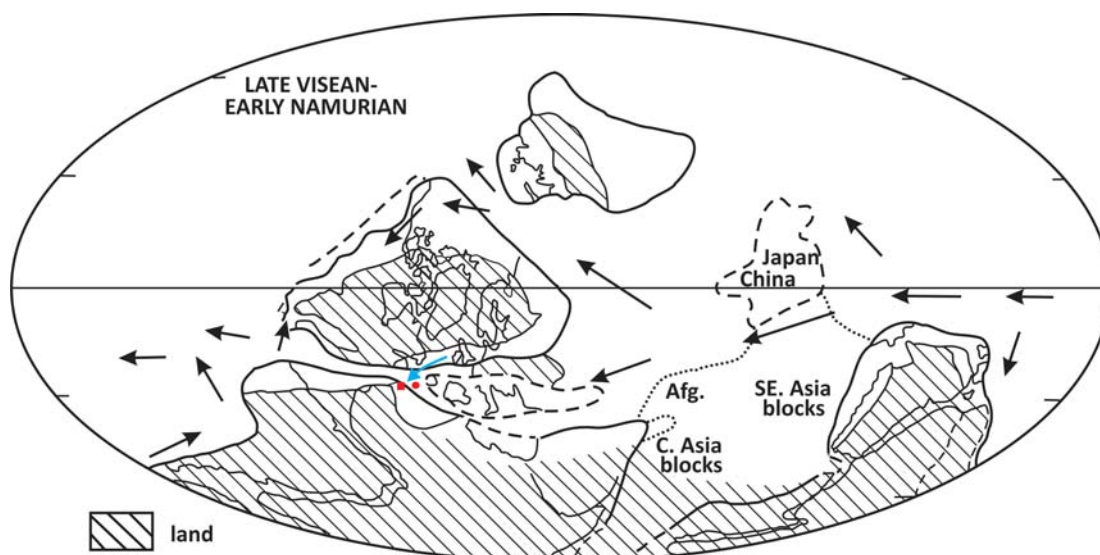


Figura 10.4.- Reconstrucción de las paleocorrientes oceánicas sugerida por HIGGINS (1981b) para el Namuriense (basada en RAMSBOTTOM, 1970). La región de Adarouch se indica con un círculo rojo y la Cuenca de Tindouf con un cuadrado rojo. En azul, se indica la posible corriente proveniente de Laurasia y que ejercía una influencia sobre la Cuenca de Tindouf según SOMMERVILLE *et al.* (2013) y CÓZAR *et al.* (2014b).

ciones de conodontos en la Cuenca de Illinois (trabajos de la zona resumidos en COLLINSON *et al.*, 1971). Una de ellas es la presente en la parte superior del Mississippi Valley, que denomina como fauna de cavusgnátidos y en la que predomina *Cavusgnathus* con diversas especies y en la que *Gnathodus* y *Lochriea* pueden ser abundantes en algunos niveles, aunque dentro de *Lochriea*, menciona que sólo se registra la especie no ornamentada de *L. commutata*. Con posterioridad al trabajo de HIGGINS (1981b), RICHARDS (2011) ha mencionado la presencia de *L. ziegleri* en la Fm Barnett Shale de Texas así como otras especies de *Lochriea* (BRECKLE *et al.*, 2005) pero, como señala RICHARDS (2011) el linaje de *L. nodosa*-*L. ziegleri*, aún no ha sido reconocido en Norteamérica. *Lambdagnathus* s.f. y varias especies de *Kladognathus* son consideradas por HIGGINS (1981b) como formas endémicas a esta zona, mientras que en el Chesteriense superior y Morrowiense tanto *Rhachistognathus* como *Adetognathus* se encuentran mejor representados que en la “provincia” euroasiática. La otra fauna se encuentra en la parte inferior de la Cuenca de Illinois y está compuesta por *Gnathodus bilineatus* y *Lochriea commutata* y, en menor número, *Gnathodus girtyi*. Esta misma biofacies también se conoce fuera de la Cuenca de Illinois en Oklahoma, Arkansas y Nevada y, según HIGGINS (1981), las asociaciones de conodontos en estas zonas presentan una mayor similitud con las de la “provincia” euroasiáticas [el autor refiere a los trabajos de LANE & STRAKA (1974) para las dos primeras zonas y a WEBSTER (1969) y DUNN (1970b) para Nevada]. Para el Pensilvánico inferior, las faunas de Oklahoma, Arkansas y Nevada continúan siendo más similares a las de Europa, aunque siguen existiendo diferencias en su composición. Un caso especial según HIGGINS (1981b) es el de Nueva Escocia cuyas faunas de conodontos para el Misisípico son muy similares a las euroasiáticas [ver VON BITTER (1976) según el autor, aunque es conveniente incluir también los trabajos de GLOBENSKY (1967), VON BITTER &

PLINT-GEBERL (1982) en Terranova, VON BITTER & PLINT (1987) en las Islas de la Magdalena y el trabajo resumen y actualizado de VON BITTER *et al.* (2007) para las Provincias Atlánticas de Canadá].

HIGGINS (1981b) considera que las diferencias entre las asociaciones de conodontos entre Eurasia y Norteamérica, se explicaría por el patrón de corrientes oceánicas durante el Namuriense (Fig. 10.4). Para ello se basó en que, según RAMSBOTTOM (1970), el principal factor en la distribución de organismos pelágicos, como los goniátidos, durante el Namuriense eran las corrientes oceánicas y en el modelo que este último autor realizó para ilustrarlo. Según HIGGINS (1981b) en el Paleotethys las corrientes principales se dirigirían de E a O, desde Asia a Europa, y eventualmente a Norteamérica y Sudamérica. Al mismo tiempo, una desviación de estas corrientes en el área de Fenoscandia implicaría que primero se dirigirían con dirección NO pasando por los Urales y posteriormente con una dirección SO pasando por el margen occidental de Norteamérica. Esto implicaría que Norteamérica se encontraría al final de esta corriente, provocando, en parte, su aislamiento y la diferenciación en la composición de las asociaciones de conodontos. (Fig. 10.4).

10.3.- Estudio comparativo paleofaunístico

Región de Adarouch (Meseta Central, Marruecos)

Comparación con las cuencas euroasiáticas

Las asociaciones de conodontos reconocidas en las secciones de Tizra, Akerchi, Idmarrach y Tirlhela de la región de Adarouch para el Viseense superior y, fundamentalmente para el Serpujoviense y Bashkiriense son características de la “provincia” de Eurasia de HIGGINS (1981b). Estas asociaciones son diversas, especialmente en las Formaciones de Tizra e Idmarrach, caracterizán-

dose tanto en el Serpujoviense como en el Bashkiriense, por el predominio de *Gnathodus*, fundamentalmente de *Gnathodus bilineatus*, *Gn. bollandensis* en el Arnsbergiense o Protviense-Zapaltubiense de la Formación Idmarrach, de *Gn. girtyi* y, en menor porcentaje, “*Gn.*” *homopunctatus*, y de *Lochriea*. De este último taxón sólo se registra *L. commutata*.

El siguiente taxón en abundancia es *Kladognathus*, especialmente en las secciones de Tizra e Idmarrach. Dentro de los kladognátidos no sólo se encuentra presente *Kladognathus tenuis/complectens*, sino también *K. macrodentata*, que como indica HIGGINS (1981b) sólo se registra en Inglaterra (HIGGINS, 1975; 1985), Gales (RHODES *et al.*, 1969), Irlanda [AUSTIN & HUSRI, 1974, ver también SOMERVILLE (1999) y SOMERVILLE & SOMERVILLE (1999) y Bélgica (HIGGINS & BOUCKAERT, 1968). Posteriormente, posibles ejemplares pertenecientes a esta especie también se han reconocido en España, en concreto en el Área del Guadiato (MEDINA-VAREA *et al.*, 2005). Además, en las faunas de Adarouch se registran en menor número, *Mestognathus* (fundamentalmente *M. bipluti*), *Hindeodus cristula* (única especie representada), *Syncladognathus* (abundante en la sección de Idmarrach y, proporcionalmente en la sección de Akerchi), *Cavusgnathus* y *Vogelgnathus* (especialmente en Idmarrach). Cabe destacar la presencia de *Mestognathus* ya que este taxón sólo se reconoce en la “provincia” euroasiática y, en Norteamérica, sólo en Nueva Escocia (HIGGINS, 1981b). En el Bashkiriense, bien representado en las asociaciones de Idmarrach, además de los taxones anteriores, que cruzan el límite Misisípico-Pensilvánico, se registra *Declinognathodus inaequalis*.

Biofacies y faunas de conodontos similares a las que se registran en el área de Adarouch, podemos hallarlas según describe HIGGINS (1981b), en las facies de plataforma somera del norte de Inglaterra (VARKER, 1968; RHODES *et al.*, 1969; DAVIES *et al.*, 1993) o Escocia (CLARKE, 1960; DEAN, 1987). La Cuenca de Lublin en Polonia (SKOMPSKI, 1996) y, especialment para el Bashkiriense, la Caliza Panching en Malasia (METCALFE, 1980), también presentan unas asociaciones de conodontos similares. Estas asociaciones son muy similares a las de las secciones de Tizra y, especialmente, Idmarrach. Si el ambiente en cuestión resulta ser muy somero, con importantes fluctuaciones de salinidad y energía alta, entonces cavusgnátidos y mestognátidos presentarían una mayor representación en las faunas, pudiendo constituirse en elementos dominantes, como por ejemplo en afloramientos del Viseense superior de Derbyshire en Inglaterra que HIGGINS (1981b) considera de plataforma muy somera donde *M. beckmanni* y *M. bipluti* son las especies más abundantes, aunque también se registran apatognátidos (= *Syncladognathus*), cavusgnátidos, *L. commutata* y “*Gn.*” *homopunctatus*. Esta asociación podría compararse con la que observamos en la sección de Akerchi, de medios muy someros, donde proporcionalmente las faunas están dominadas por el grupo de *Syncladognathus* + *Mestognathus* + *Cavusgnathus*.

La Cuenca de Moscú, también se corresponde con una plataforma de medios someros, y las asociaciones de conodontos para el Viseense superior-Serpujoviense inferior, son muy similares a las de las secciones de Tizra e Idmarrach de la región de Adarouch, pero son especialmente similares para el Tarusiense-Stesheviense (Serpujoviense inferior) de la sección de Tizra 2 (miembro TZ3 de la Formación Tizra), aunque la principal diferencia es la ausencia en estas secciones de *Lochriea nodosa*, *L. mononodosa*, *L. ziegleri* y *L. cruciformis*, taxones que se encuentran presentes en la Cuenca de Moscú (GIBSHMAN *et al.*, 2009; KABANOV *et al.*, 2009; 2013, 2014).

Las asociaciones de conodontos de las secciones de Tizra (excepto por el predominio de *Idioproniodus* que describe una biofacies muy característica de la sección de Tizra 2), Akerchi e Idmarrach también son similares a las registradas en el Serpujoviense del Área del Guadiato (Ossa-Morena, sur de España), especialmente con las de los niveles medios y superiores de la sección del Vía Crucis se observa que también, con el predominio de *Gnathodus girtyi* y sus subespecies, *Kladognathus macrodentata*?, *K. tenuis/complectens*, *Cavusgnathus* e *Hindeodus cristula*, encontrándose representado también, aunque en menor número, *Syncladognathus* e *Idioproniodus*. En el Área del Guadiato también se registra *Mestognathus bipluti* (sección de San Antonio) para el Serpujoviense (MEDINA-VAREA *et al.*, 2005).

No obstante, existen ciertas diferencias entre las faunas de conodontos del Viseense superior-Serpujoviense de la región de Adarouch y estas otras zonas con facies someras, aunque el grado de similitud sea importante. La primera diferencia es la ausencia de formas ornamentadas de *Lochriea*. Es interesante destacar este hecho, porque en las dos secciones con mayor abundancia de ejemplares de *Lochriea*, las secciones de Tizra e Idmarrach, los 318 ejemplares de elementos P₁ de Tizra y los 80 ejemplares de Idmarrach, sólo se corresponden con el taxón *L. commutata*. NEQQAZI *et al.* (2014) en un trabajo realizado en la parte oriental de la Cuenca de Azrou-Khenifra, donde evalúan el CAI de conodontos de materiales del Viseense medio-superior en diferentes localidades, mencionan el empleo de ejemplares de *Lochriea mononodosa* para dicho análisis. Lamentablemente en ese estudio no mencionan la localidad de proveniencia de los ejemplares ni los ilustran, siendo un factor relevante teniendo en cuenta que una de las localidades estudiadas por estos autores es Akerchi donde tomaron hasta 3 muestras.

Idioproniodus es un taxón que se encuentra ampliamente representado en las facies de destrucción de los montículos microbianos de las secciones de Tizra 2, Tizra 9 y Tizra 11. Constituye el taxón característico que define la biofacies de *Idioproniodus* en estas secciones. Su aparato se encuentra bien representado por todos sus elementos y con una gran abundancia. HIGGINS (1981b) no menciona un registro similar en ninguna de las facies ni de medios someros ni profundos de la “provincia” euroasiática. En cambio, este taxón se registra en la Gayle Limestone de edad Brigantiense de las facies someras

del Bloque de Askrigg en el Norte de Inglaterra (DAVIES *et al.*, 1993), pero no se encuentra representado con la abundancia con la que se registra en las secciones de Tizra 2, Tizra 9 y Tizra 11.

Otro aspecto a destacar, es que en las faunas de conodontos de la parte superior del Serpujoviense y del Bashkiriense en Adarouch, especialmente en la Fm Idmarrach también se encuentran ausentes los taxones *Adeognathus* y *Rhachistognathus* que, aunque en Eurasia están poco representados en cuanto a especies y subespecies respecto al Midcontinent (HIGGINS 1981b), son comunes en medios de aguas profundas, pero también se registran en facies de medios más someros (p. ej.: Cuenca de Béchar, formaciones Djenien y Tagnana, WEYANT, 1985; Libia, techo Fm M'Rar y Fm Assedjefar, WEYANT & MASSA, 1985; Malasia, METCALFE, 1980).

Por último, la región de Adarouch presenta como característica significativa, la persistencia de faunas misisípicas en el Bashkiriense en medios de plataforma somera (sección de Idmarrach 2). Como se ha indicado en el capítulo de Bioestratigrafía, no es insólito que algunos taxones misisípicos crucen el límite del Misisípico-Pensilvánico (METCALFE, 1980; WEYANT, 1985; WEYANT & MASSA, 1985; NIGMADGANOV & NEMIROVSKAYA, 1992; KULAGINA *et al.*, 1992; NEMYROVSKA, 1999; WENDT *et al.*, 2009; NEMYROVSKA *et al.*, 2011; SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA, 2013), aunque hay que señalar que muchos de estos autores consideran que son formas reelaboradas. En el área de Adarouch y, en concreto en la sección de Idmarrach, la diversidad y abundancia de formas misisípicas en el Bashkiriense es elevada. Las facies someras del norte de Inglaterra tienen pocos estudios sobre conodontos. Únicamente la Caliza Panching de Malasia (METCALFE, 1980), también de medios someros y de edad Chokieriense-Alportiense (Namuriense, Subzona H1b, equivalente a parte del Bashkiriense inferior), registra una fauna similar a la de Adarouch para el Bashkiriense y, en concreto a la de la sección de Idmarrach 2, donde abundantes formas misisípicas cruzan el límite Misisípico-Pensilvánico. En esta caliza del Chokieriense se registran synclydognátidos, idioprioniódidos, subespecies de *Gn. girtyi*, *Kladognathus*, *Vogelgnathus campbelli* y *Declinognathodus noduliferus inaequalis* (= *D. inaequalis*). También se encuentran representados *D. noduliferus japonicus*, *D. n. noduliferus*, *Lochriea nodosa* y rhachistognátidos (METCALFE, 1980), que no se registran en el Bashkiriense de Adarouch.

La última fauna de conodontos con la que se podría comparar la de la región de Adarouch es con la de los grupos Windsor (Nueva Escocia) y Codroy (Terranova) de las Provincias Atlánticas de Canadá (GLOBENSKY, 1967; VON BITTER, 1976; VON BITTER & PLINT-GEERL, 1982; VON BITTER *et al.*, 1986, 2007), que, según HIGGINS (1981b), constituyen un caso particular de Norteamérica. La sedimentación en ambos grupos es de tipo ciclotémica con hasta 30 niveles carbonatados entre los que se encuentran intercalados numerosos niveles de

evaporitas, representando en general, medios marinos restringidos y datada como Viseense-¿Namuriense? (VON BITTER *et al.*, 2007). En el Asbiense superior-Brigantiense (Viseense superior) las faunas son diversas siendo abundantes *Clydagnathus windsorensis*, *Gn. girtyi* (muy abundantes en el Brigantiense, con diversas subespecies como *Gn. g. girtyi*, *Gn. g. intermedius*, posibles ejemplares de *Gn. g. collinsoni* y *Gn. g. meischneri*), formas del grupo de *Gn. bilineatus* como *Gn. b. bilineatus* (registradas fundamentalmente en el Brigantiense) y posibles ejemplares de *Gn. praebilineatus*, formas afines a *Taphrognathus transatlanticus*, mestognátidos (*M. beckmanni* y *M. bipluti*) y vogelgnátidos (*V. pesaquidi*, *V. campbelli*, *V. dhindsai* a partir del Asbiense superior, y *V. postcampbelli* a partir del Brigantiense). En menor número se registran, *Cavusgnathus unicornis*, *Hindeodus cristula*, *Synclydognathus* spp. (a partir del Brigantiense), *L. commutata*, *L. scotiaensis*, *L. cf. mononodosa*, posibles ejemplares de *Idioprioniodus* sp., y *Kladognathus tenuis* (siendo estos dos últimos taxones raros en el registro de las Provincias Atlánticas) (GLOBENSKY, 1967; VON BITTER, 1976; VON BITTER & PLINT-GEERL, 1982; VON BITTER *et al.*, 1986 y observaciones conjuntas de la autora y del Dr. Peter von Bitter a partir de las colecciones de conodontos del Dr. Peter von Bitter depositadas en el Royal Ontario Museum). Estas faunas aunque localizadas en Norteamérica, presentan muchos más similitudes con las faunas de medios de plataforma somera a muy somera de la “provincia” euroasiática que con las que caracterizan a la “provincia” del Midcontinent americano (HIGGINS, 1981b). De hecho, incluso taxones menos cosmopolitas como *Clydagnathus windsorensis*, aff. *Taphrognathus transatlanticus* y *V. pesaquidi*, se registran también, como indican VON BITTER *et al.* (2007), en Gran Bretaña (DAVIES, 1980; BRIGGS *et al.*, 1983; VON BITTER & AUSTIN, 1984; PURNELL, 1992; PURNELL & VON BITTER, 1992; ALDRIDGE *et al.*, 1993). *Clydagnathus windsorensis*, además, se registra en Libia, como ya se ha mencionado (WEYANT & MASSA, 1985). *Mestognathus* no está presente en el Midcontinent, al igual que *Clydagnathus windsorensis* y gran parte de las especies de *Vogelgnathus*, excepto *V. campbelli* y *postcampbelli*, mientras que la mayoría de las subespecies de *Gn. girtyi* se encuentran restringidas a Eurasia, excepto *Gn. g. girtyi* y *Gn. g. intermedius* (HIGGINS, 1981b). Las faunas del Brigantiense (Ciclos 3 y 4 de VON BITTER *et al.*, 2007) podrían compararse con las del Tarusiense-Stesheviense, e incluso del Bashkiriense basal, de la región de Adarouch, ya que en diversos aspectos son similares, como la abundante presencia de *Gn. girtyi*, *Gn. bilineatus*, el registro de *Kladognathus*, *Synclydognathus*, *Hindeodus* y *Vogelgnathus*. La presencia de cavusgnátidos y mestognátidos podría indicar unas facies similares a las de la Fm Akerchi, pero en las faunas de Canadá estos taxones son más abundantes en las asociaciones y se registran junto con *Clydagnathus*, indicando asociaciones adaptadas a medios con salinidad muy variable y más restringidos (HIGGINS, 1981b; VON BITTER *et al.* (2007).

Comparación con otras cuencas euroasiáticas del Norte de África

En el norte de África, se han estudiado diversas cuencas carboníferas, especialmente en la Plataforma del Sáhara, pero de pocas de ellas se conocen datos sobre las asociaciones de conodontos, o éstos son muy escasos, fundamentalmente porque muchas de estas cuencas han sido estudiadas por compañías petrolíferas, de forma que esta información no suele ser accesible.

La Cuenca de Béchar (Fig. 10.3) es una de las cuencas del norte de África en las que las asociaciones de conodontos del Carbonífero son diversas y se encuentran estudiadas de forma más detallada. Está constituida por diversas subcuencas y la sucesión carbonífera se caracteriza por haberse depositado en medios de plataforma somera interna a externa (LE MOSQUET & PAREYN, 1985; WENDT *et al.*, 2009). En la base de la Fm Tagnana (parte superior de la sucesión) se registra un paleokarst que afecta también al techo de la Fm Djenien, siendo reconocible en diferentes localidades (PAREYN *et al.*, 1971; LE MOSQUET & PAREYN, 1985) y, cuyo miembro inferior, miembro Tagnana 1, registra hasta seis eventos de erosión superpuestos con niveles de areniscas canalizados que erosionan los diferentes niveles de pizarras y calizas de facies muy someras (LE MOSQUET & PAREYN, 1985). Como ya se ha señalado en el capítulo de Bioestratigrafía, el límite del Misisípico-Pensilvánico se localizaría en la parte media de la Fm Djenien según CÓZAR *et al.* (2015b). Comparando esta nueva situación con la distribución de los taxones más importantes de conodontos registrados por WEYANT (1985), observamos que en el Viseense superior-Serpujoviense se registran *Gnathodus pseudosemiglaber*, *Gn. cuneiformis* (el registro de estos taxones en el Serpujoviense es anómalo y muy probablemente sean reelaborados), *Gn. girtyi*, *Gn. bilineatus*, *Paragnathodus* (“*Gnathodus*”) *homopunctatus*, *Paragnathodus* (= *Lochriea*) *commutatus*, *P. nodosus*, *P. multinodosus* (con registro en el Viseense superior), *Mestognathus beckmanni*, *Cavusgnathus unicornis* y *C. navicula*. En el límite Misisípico-Pensilvánico se registra además *Adetognathus unicornis*, mientras que ya en el Bashkiriense se registran *Adetognathus lautus* y *Rhachistognathus muricatus* y, según la propuesta de límite de CÓZAR *et al.* (2015b), cruzarían este límite las formas misisípicas *P. commutatus*, *P. nodosus*, *Gn. bilineatus*, *Gn. girtyi*, *C. unicornis* y *C. navicula*. Estas asociaciones, excepto por los taxones misisípicos que cruzan el límite Misisípico-Pensilvánico, son similares a las del norte de Inglaterra descritas por HIGGINS (1975, 1985), y muchos de estos taxones, incluso las formas misisípicas que sí cruzan este límite, también se registran en la región de Adarouch (Meseta Central), excepto por la presencia de formas ornamentadas de *Lochriea* y de adetognátidos y rhachistognátidos, en esta última zona. Aún así, contando sólo con los datos de WEYANT (1985) no pueden compararse en detalle las asociaciones de la Cuenca de Béchar con las de la región de Adarouch (Meseta Central de Marruecos), ya que aunque el autor menciona que registra hasta 80 es-

pecies, posiblemente muchas de ellas correspondiéndose con especies morfotaxonómicas y no multielementales, sólo menciona aquellos taxones más relevantes bioestratigráficamente. Debido a esta ausencia de datos, en comparación, las asociaciones de la región de Adarouch, resultan mucho más diversas. Estas asociaciones de conodontos se corresponden con faunas de la “provincia” de Eurasia de HIGGINS (1981b), pero cuya composición depende del ambiente en el que se hayan desarrollado.

Las cuencas de Ahnet y Mouydir (Fig. 10.3), en el centro y este de la parte meridional de la Plataforma del Sáhara, presentan una sucesión carbonífera (Tournaisiense a Moscoviense) de facies someras donde se registran condiciones submareales a intermareales, deltaicas y fluviales (WENDT *et al.*, 2009). De estas cuencas se cuenta con poca información previa [p. ej. destacan los trabajos de CONRAD (1984, 1985) al trabajo más reciente de WENDT *et al.* (2009), quienes estudiaron para ammonoides, conodontos, foraminíferos y braquiópodos diversas secciones en estas cuencas, aunque debido a las facies presentes, en el caso de los conodontos, las faunas son poco diversas y escasas. En las formaciones del Tournaisiense, atribuidas a la Zona de Conodontos de *anchoralis*, se registran, fundamentalmente, *Pseudopolygnathus pinnatus*, *Gnathodus cuneiformis* y *Gn. pseudosemiglaber*, siendo este último el taxón que predomina en las muestras, incluso muchas veces siendo el único presente (WENDT *et al.*, 2009). En la Fm Calcaires du Jebel Berga, WENDT *et al.* (2009) registran *D. noduliferus* desde la base de esta formación por lo que ya la consideran como Bashkiriense, implicando que todo el Viseense superior-Serpujoviense no se habría registrado o que habría sido erosionado, como señalan LEGRAND-BLAIN *et al.* (2010). Para LEGRAND-BLAIN *et al.* (2010) tal hiato tendría que haberse registrado de alguna forma, como por ejemplo una discordancia angular, hecho que no se produce. Según estos últimos autores, basándose en datos de braquiópodos, corales y foraminíferos, la Fm Calcaires du Jebel Berga abarcaría el Viseense superior y todo el Serpujoviense. De hecho, los ejemplares ilustrados en WENDT *et al.* (2010), aunque se asemejan a *D. noduliferus*, no poseen la forma lanceolada de la plataforma típica de esta especie, siendo más triangular. En todo caso, junto a estas formas, también mencionan a *Gn. bollandensis* [aunque en la ilustración de WENDT *et al.* (2010) no se observan los caracteres que permiten definir este taxón], *Hindeodus minutus* (que no se encuentra ilustrado), *Cavusgnathus navicula*, *Cavusgnathus unicornis* y *Mestognathus bipluti*, taxones presentes en facies someras. Aún así, la poca diversidad y abundancia de conodontos en estas cuencas no permite realizar una comparación detallada con la Meseta Central de Marruecos.

Por último, la Cuenca de Illizi-Ghadames y la Cuenca de Murzuq, que se localizan entre Argelia, Túnez y Libia (Fig. 10.3), son otras de las cuencas de las que se disponen datos sobre conodontos. La sucesión carbonífera de esta cuenca es subsuperficial y se caracteriza por ser de plataforma somera, con facies interma-

reales, supramareales (ocasionalmente) y submareales (WEYANT, 1985). WEYANT & MASSA (1985) estudiaron las asociaciones de conodontos de las cuencas de Ghadames y de Murzuq en la parte occidental y meridional, respectivamente, de Libia. La Formación M'Rar (Tournaisiense-Viseense superior; MASSA, 1985) fue interpretada como un sistema deltaico según MASSA (1985), en la que la parte superior del Viseense superior (V3c), se registra la Unidad con *Collenia*, caracterizada por este tipo de estromatolitos. En general las asociaciones de conodontos de esta formación son muy pobres, y se caracterizan por taxones del Tournaisiense, tales como *Polygnathus communis*, *Pseudopolygnathus dentilineatus*, *Polygnathus* gr. *inornatus* y *Gnathodus* gr. *texanus*, el cual indicaría una edad Tournaisiense superior (WEYANT & MASSA, 1985). Cabe mencionar que ya desde la Unidad con *Collenia*, estos autores reconocen *Rhachistognathus* aff. *muricatus*, cuya presencia sería indicativa de una edad mucho más moderna que un Viseense superior, ya que formas similares suelen registrarse en la parte superior del Serpujoviense. La segunda asociación que diferencian WEYANT & MASSA (1985) proviene de la Fm Assedjefar, registrándose ya desde la mitad de la formación *Declinognathodus noduliferus* y *D. lateralis* así como, según los autores, formas transicionales entre *Gn. girtyi* y *Declinognathodus* y, a techo de la formación, *Idiognathodus delicatus*. Esto implicaría que el límite Misisípico-Pensilvánico se localizaría hacia la mitad de la Fm Assedjefar y también, que el Moscoviense se encontraría muy próximo a este límite, por el registro de *Id. delicatus*. Este taxón es más común en la parte superior de la Fm Dembaba (Moscoviense), junto con *Neognathodus*. En función de lo anterior, sólo se disponen de datos de conodontos de materiales serpujovienses, bashkirienses y moscovienses (estos últimos de la Fm Dembaba, suprayacente a la Fm Assedjefar). Como señalan WEYANT & MASSA (1985) las asociaciones de la Fm Assedjefar se encuentran dominadas por *Gn. girtyi* y *Cavusgnathus* (sobre todo *C. unicornis*, aunque también se registra *C. navicula*). Desde la base de esta formación se registra *Cavusgnathus* (= *Clydagnathus*) *windsorensis*, sólo reconocido en las Provincias Atlánticas de Canadá (GLOBENSKY, 1987; VON BITTER & PLINT-GEERL, 1982; PLINT & VON BITTER, 1986; VON BITTER & PLINT, 1987; VON BITTER *et al.*, 2007), Inglaterra (PURNELL, 1992; VON BITTER & AUSTIN, 1984) y Escocia (BRIGGS *et al.*, 1983; ALDRIDGE *et al.*, 1993), pero en materiales del Viseense inferior a superior. El predominio de *Gn. girtyi* y *cavusgnátidos* así como la presencia de *Clydagnathus windsorensis* está en concordancia con la interpretación sedimentológica de MASSA (1985), ya que esta asociación es indicativa de facies muy someras. *Paragnathodus commutatus* (= *Lochriea commutata*) se registra hacia la mitad de la formación, ya en el Bashkiriense. Otros taxones que cruzan el límite Misisípico-Pensilvánico son *Rh. aff. muricatus*, *Gn. girtyi*, *Clydagnathus windsorensis*, *C. unicornis*, *C. navicula*, *Gn. bilineatus bollandensis* y *P. nodosus* (= *Lochriea nodosa*) (estos dos últimos se registran en la parte basal de las Calcaires de Serdeles),

así como kladognátidos. WEYANT & MASSA (1985) mencionan que *Gn. bilineatus*, *P. commutatus* y *P. nodosus* son taxones muy raros en las asociaciones y también registran *Apatognathus* (género morfotaxonómico perteneciente al género multielemental *Syncladognathus*) en la parte inferior de la Fm Assedjefar. Todo ello concuerda nuevamente con las faunas de medios muy someros descritas por HIGGINS (1981b) para la “provincia” euroasiática. Una fauna similar, excepto por la presencia de *Declinognathodus*, *Rhachistognathus* y *Lochriea nodosa*, puede reconocerse en la Fm Akerchi de la región de Adarouch (Meseta Central de Marruecos).

Comparación con Norteamérica y con la “provincia” del Midcontinent

Los únicos factores en común entre la región de Adarouch con la “provincia” del Midcontinent, si se sigue el estudio HIGGINS (1981b), son: (i) que solo se reconozcan ejemplares de *L. commutata* en la región de Adarouch y, (ii) la abundante representación de idioprioniódidos (*Idioproniodus claviger*, *I. conjunctus*, *Idioproniodus* spp.) en la sección de Tizra 2 (ver RHODES, 1952; VON BITTER, 1972; BAESEMANN, 1973; NORBY, 1976; REXROAD, 1993; STONE & GERAGHTY, 1994, entre otros, pero especialmente CHAUFFE & NICHOLS, 1995).

Cuenca de Tindouf (flanco norte)

Respecto a las asociaciones de conodontos de la sección de Tinguiz Remz (Cuenca de Tindouf; Fig. 10.3), de carácter mucho más somero que las registradas en la región de Adarouch, su diversidad y abundancia es tan escasa debido a las facies poco propicias que no permiten una comparación detallada. Puede mencionarse, que de los pocos ejemplares recuperados para el Serpujoviense-Bashkiriense (Voznesseniense) hay un mayor número de formas de medios someros, como *Cavusgnathus unicornis*, *Cavusgnathus* spp. y *Mestognathus bipluti*, seguidos en abundancia por kladognátidos, hindeódidos y un único ejemplar en el Serpujoviense de *L. commutata*. Además, no se han registrado ejemplares de gnatódidos. *Cavusgnathus* spp. cruza el límite Misisípico-Pensilvánico y, tanto *Cavusgnathus unicornis*, *Kladognathus* spp. e *Hindeodus cristula* se registran en el el Bashkiriense inferior, aunque son formas típicamente misisípicas. En el Krasnopolyaniense (Bashkiriense) se registran *Idiognathoides sulcatus sulcatus*? y elementos M de *Cavusgnathus*. Todos estos taxones son cosmopolitas, excepto *Mestognathus*, que no está presente en la “provincia” del Midcontinent (HIGGINS, 1981b). Las faunas de conodontos de Tinguiz Remz podrían incluirse dentro de las que se corresponden con asociaciones de facies de medios muy someros reconocidas por HIGGINS (1981b) para la “provincia” euroasiática y podrían ser comparables a las de las Provincias Atlánticas de Canadá, aunque estas últimas presentan taxones que no sólo indican condiciones someras, sino también muy restringidas con grandes fluctuaciones de salinidad.

11.- CONCLUSIONES



Centrodon simplex PANDER (1856,
p. 31, Tab. 2A, fig. 5)

11. CONCLUSIONES

La presente Tesis Doctoral es el primer estudio integral y detallado sobre los conodontos en el área de Adarouch (parte central de la Meseta Occidental o Meseta Central) y constituye una profundización en el análisis de las asociaciones de conodontos de la Cuenca de Tindouf (Marruecos).

11.1.- Estratigrafía y metodología

Se han estudiado muestras de 12 secciones y de dos niveles aislados correspondientes a seis formaciones: Tizra, Mouarhaz, Akerchi, Idmarrach y Tihela en la región de Adarouch así como Betaina y Ouarkiz en la Cuenca de Tindouf. Entre ambas zonas se han tomado 168 muestras, y un total de 465,8491 kg de roca que fueron procesados en laboratorio fundamentalmente mediante ácido fórmico y su residuo concentrado mediante decantación. Los 14,0051 kg de residuo sólido insoluble producidos fueron triados recuperándose 5921 elementos conodontales.

11.2.- Sistemática

En la región de Adarouch se han identificado hasta 10 géneros, 18 especies y 9 subespecies de taxones multielementales de conodontos, siendo los taxones más comunes, *Gnathodus*, *Lochriea*, *Idioproniodus* y “*Gnathodus*” *homopunctatus*. Asimismo, se han podido reconocer los distintos elementos de los aparatos conodontales de las especies multielementales, *Idioproniodus claviger*, *Idioproniodus conjunctus*, *Kladognathus tenuis/compectens*, *Hindeodus cristula*, *Gnathodus bilineatus*, *Gnathodus girtyi* y *Lochriea commutata*.

En la sección compuesta de Tinguiz Remz en la Cuenca de Tindouf, se han identificado hasta 6 géneros, 6 especies y una subespecie de forma multielemental.

11.3.-Tafonomía

En los conodontos de la región de Adarouch se han reconocido elementos con diversas patologías, tales como, las patologías *Diminutio*, *Fusio*, ¿*Decompositio*?, *Deflectio*, *Duplicatio*, *Impressio* y ¿*Occlusio*?

El estudio tafonómico de los elementos conodontales ha permitido reconocer que todos los ejemplares se encuentran resedimentados, recuperándose en algunos niveles de la Formación Akerchi, elementos reelaborados de taxones del Devónico como *Palmatolepis* sp. (AK1/7) o *Polygnathus* sp. (Pc2776) y un posible elemento reelaborado de *Gnathodus pseudosemiglaber* (AK1/4).

Las asociaciones en general han sufrido transporte postmortem de los elementos ya que no se han obtenido aparatos conodontales completos que reflejasen una asociación natural ni “clusters”, encontrándose los conodontos de forma individual. En algunos casos, como en el

de las asociaciones de conodontos del nivel TZ2/4 de la sección de Tizra 2 o ID2/8 de la sección de Idmarrach 2 (región de Adarouch), los elementos de los taxones que componen las asociaciones son en gran parte autóctonos en sentido tafonómico, como en el caso de *Idioproniodus*, *Gnathodus*, *Lochriea*, *Kladognathus* en TZ2/4 además de *Syncladognathus* en ID2/8.

Las asociaciones de conodontos tanto de las formaciones Akerchi y Tihela en la región de Adarouch como de la Formación Ouarkiz en la Cuenca de Tindouf son menos diversas y abundantes. En éstas el grado de transporte es mucho mayor ya que, a diferencia de Tizra o en la parte superior de Idmarrach, (i) no se encuentran todos los tipos morfológicos de los aparatos conodontales de los distintos taxones, (ii) ni suelen registrarse tanto formas juveniles como adultas de un mismo elemento de un mismo taxón y (iii), no se observa una cierta proporcionalidad entre formas dextrales y sinestrales.

Otros ejemplos de procesos de alteración tafonómica observados en los conodontos de Marruecos son:

- distorsiones continuas y discontinuas, pliegues y fracturas, producidas por la compactación o en el caso de las fracturas también pueden ser debidas a transporte durante la etapa bioestratigráfica o a los procesos de extracción y manipulado.
- márgenes y fracturas pulidas por abrasión debido a transporte postmortem durante la etapa bioestratigráfica en ejemplares de la Fm Akerchi.
- disolución tanto de relieves negativos (surcos) como positivos (ornamentación). En este último caso se reconoce la Microtextura de disolución de la ornamentación de BLANCO-FERRERA (2011). La disolución también suele afectar a los denticulos, cúspides y zonas más delicadas de los elementos, así como a ejemplares más juveniles.
- posible evidencias de bioerosión en un ejemplar de la sección de Akerchi 2 que presenta su plataforma cubierta por cavidades pseudorregulares.
- recubrimientos minerales, diferenciándose dos tipos, el de los recubrimientos minerales s.l., si los conodontos están recubiertos por parte del material de la roca en la que se encontraban englobados (p. ej. filosilicatos, óxidos de hierro y feldespato) y los sobrecrecimientos minerales descritos por BLANCO-FERRERA (2011), BLANCO-FERRERA *et al.* (2011) y SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA (2012b) y que son crecimientos epitaxiales de apatito criptocristalino sobre la superficie de los cristales. Dentro de este último tipo se han distinguido: la microtextura en contramoldes, que es la más común, especialmente en elementos ramiformes dirigidos de *Idioproniodus*, la microtextura de recubrimiento irregular, la microtextura de cristales pequeños y la microtextura de cristales grandes y, dentro de esta última, las microtexturas de cristales grandes en bloque o “blocky”, columnares y denticular.

Todas estas microtexturas, menos la de contramoldes, son más comunes en elementos pectiniformes de plataforma como los de *Gnathodus* y *Lochriea*.

La evaluación del Índice de Alteración del Color de los conodontos (CAI) en los especímenes de la región de Adarouch, ha permitido observar dos intervalos de valor CAI. En la sección de Tizra el valor CAI es de 2,5-3 indicando rangos de temperaturas de 90-125°C, si se consideran un gradiente geotérmico de 40°C/km y un tiempo máximo de enterramiento de 30 Ma. Estos valores pueden explicarse por una carga sedimentaria de una potencia igual o mayor a 2300 m

En las secciones de Akerchi, Idmarrach y Tirlhela, este valor varía entre 3-3,5, sugiriendo rangos de paleotemperaturas máximas de 125-156°C, con los mismo valores de gradiente geotérmico y de tiempo de enterramiento. Estos valores más altos de paleotemperaturas pueden verse explicados por una mayor carga sedimentaria.

Por último, en la sección de Akerchi se observan conodontos con valores CAI anómalos, con tonos grisáceos que pueden deberse a la influencia de soluciones salinas de baja temperatura o a meteorización y a la presencia de conodontos con tonos rojizos (hematitizados) en la Fm Tirlhela debido a que se encuentran teñidos por fluidos ricos en hierro.

En la Cuenca de Tindouf el valor de CAI es de 1,5. Según este valor, el rango máximo de paleotemperatura al que pudieron haber sido expuestos los elementos conodontales y la roca que los englobaba fue de 51-90°C, pero al no conocerse el gradiente geotérmico en la zona no pueden realizarse mayores precisiones.

11.4.-Bioestratigrafía

Región de Adarouch (Meseta Central)

En la Figura 8.6 (capítulo de Bioestratigrafía) se indica la correlación estratigráfica de las diferentes secciones de la región de Adarouch. Ésta se basa en los datos de foraminíferos publicados en CÓZAR *et al.* (2008a, 2011) y en la revisión bioestratigráfica de sus equivalentes entre el norte de Inglaterra y la Plataforma Rusa realizada en la presente Tesis Doctoral. A partir de la nueva calibración se puede concluir que (Fig. 8.6):

- el Tarusiense-Stesheviense del esquema cronoestratigráfico de la Plataforma Rusa puede reconocerse en la parte superior de la sección de Tizra 2 y desde las bases de las secciones de Akerchi 1, Akerchi 2 e Idmarrach 3.
- el Protviense-Zapaltuviense (Serpujoviense superior), se podría localizar a partir de las calizas arenosas del techo de la sección de Akerchi 1 (Pc3337), en gran parte de la parte superior de la sección de Akerchi 2 y, desde la base de las secciones de Idmarrach 1, Idmarrach 2 y Tirlhela.

- En Idmarrach 2, en la muestra ID2/8-2 se registra el conodonto *Declinognathodus inaequalis*, marcador del límite Misisípico-Pensilvánico.

En cuanto a los conodontos, aunque la asociación de la parte superior de la sección de Tizra 2 es muy similar a la de la Zona de *Kladognathus-Gnathodus girtyi simplex* del Pendleense del norte de Inglaterra (HIGGINS, 1975, 1985) y a la de la Zona de *Lochriea ziegleri* del Tarusiense-Stesheviense de la Cuenca de Moscú (GIBSHMAN *et al.*, 2009; KABANOV *et al.*, 2009), no puede definirse de forma estricta una zona, por la ausencia de los taxones nominales de estas zonas, y porque se desconoce el registro o es muy escaso, de los taxones determinados en el nivel TZ2/ 4, en la parte infrayacente de la sucesión. En la región de Adarouch sólo pueden reconocerse dos zonas de conodontos, la Zona de *Gnathodus bollandensis* para el Arnsbergiense, gracias a la presencia del conodonto *Gn. bollandensis* (sección de Idmarrach 1; muestra ID1/5-3; Fig. 8.10) y la zona de *Declinognathodus noduliferus*, primera zona del Bashkiriense (Zona H), por la presencia del taxón que en esta región actúa como taxón nominal, *Declinognathodus inaequalis* (sección de Idmarrach 2; muestra ID2/8-2; Fig. 8.11).

Por último, es importante destacar la abundancia y diversidad de taxones misisípicos que cruzan el límite Serpujoviense-Bashkiriense o Misisípico-Pensilvánico registradas en la parte superior de la sección de Idmarrach 2, donde este límite se encuentra bien definido por el conodonto *Declinognathodus inaequalis* (nivel ID2/8, muestra ID2/8-2), que es el marcador de este límite para la región de Adarouch por ser el único representante del grupo de “*D. noduliferus*”. Los taxones que cruzan este límite son *Kladognathus macrodentata*, *K. tenuis/compectens*, *Hindeodus cristula*, *Cavusgnathus* spp., *Gnathodus bilineatus bilineatus*, *Gn. bollandensis*, *Gn. girtyi girtyi*, *Gn. g. meischneri*?, “*Gnathodus*” *homopunctatus*, *Mestognathus bekmanni*?, *M. bipluti*, *Lochriea commutata*, *Vogelgnathus campbelli*, *Syncladognathus libratus* y *Syncladognathus* spp. Muchos de estos taxones se extienden hasta niveles superiores en la sección, ya dentro del Voznesseniense. Esta asociación de formas misisípicas que cruzan el límite Misisípico-Pensilvánico es una de las más ricas en diversidad de las descritas en la literatura, junto con la registrada por METCALFE (1980) para la Caliza Panching en Malasia, ya que por lo general suelen cruzar apenas unos pocos taxones.

Cuenca de Tindouf

Las asociaciones de conodontos son pobres en abundancia y diversidad debido a las facies someras que caracterizan la sucesión sedimentaria de Tinguiz Remz que no son favorables para este grupo fósil (CÓZAR *et al.*, 2014a). Sólo se obtienen elementos conodontales a partir de la capa N, ya de edad Serpujoviense, registrándose los taxones misisípicos: *Lochriea commutata*, *Mestognathus bipluti*, *Kladognathus* spp. y *Cavusgnathus*. En la capat T, de edad Bashkiriense, continúan registrándose taxones del Misisípico como *Cavusgnathus*

unicornis, *Hindeodus cristula* y *Kladognathus* spp, cruzando el límite Serpujoviense-Bashkiriense. La presencia de *Idiognathoides sulcatus sulcatus*? en la capa U confirma la edad Krasnopolyaniense (Zona R₁) asignada mediante foraminíferos (CÓZAR *et al.*, 2014a).

11.5.- Paleocología

Todas las secciones estudiadas, tanto de la región de Adarouch (Meseta Central) como de la Cuenca de Tindouf, se caracterizan por no muchos niveles productivos y una escasa uniformidad en la presencia de conodontos en los que lo fueron. De las muestras que fueron productivas, la mayoría proporcionaron uno o pocos elementos conodontales siendo, en muchas ocasiones, fragmentos que no pudieron ser identificados. Debido a esto, no se han podido elaborar en el presente trabajo modelos paleoecológicos detallados para las distintas edades ni los distintos ambientes reconocidos en las diferentes secciones. Otro factor importante es que no han podido establecerse modelos paleoecológicos para el Misisípico y Pensilvánico, ya que en aquellas secciones donde se registra este límite, las asociaciones de conodontos del Pensilvánico están compuestas por formas misisípicas que cruzan este límite.

La biofacies de *Idioprioniodus* es la única biofacies que se ha podido identificar en la región de Adarouch y es característica de las facies de destrucción del montículo microbiano del nivel TZ2/4 localizado en facies relativamente profundas de la plataforma externa de la sección de Tizra 2. Es la asociación más diversa y abundante del Serpujoviense inferior en esta región. En esta biofacies *Idioprioniodus* es el taxón más característico y abundante, seguido de *Gnathodus*, que está representado por diversas especies y subespecies, y *Lochriea*. Otros taxones comunes son *Kladognathus* y “*Gnathodus*” *homopunctatus*. Todos estos taxones se consideran démicos, y habrían habitado este medio e incluso en el caso de *Idioprioniodus*, *Gnathodus* y *Lochriea*, también podría haber sido su medio de reproducción. *Mestognathus* tiene una presencia constante en todas las muestras, aunque se registran sólo formas adultas a gerontes, por lo que podría haberse encontrado dentro de su rango de habitabilidad o haber sido transportado. *Cavusgnathus*, *Hindeodus* y *Vogelgnathus* son componentes minoritarios, probablemente paradémicos porque el medio se corresponde con su posible hábitat, excepto en el caso de *Cavusgnathus* que sería adémico y transportado desde otros medios. Esta biofacies también se reconoce en las secciones de Tizra 9 y 11, que se corresponden con facies de destrucción de otros dos montículos microbianos, se registra la misma asociación de conodontos. Se considera que la biofacies de *Idioprioniodus* es una biofacies característica de los montículos microbianos en la región de Adarouch.

Las asociaciones de conodontos mixtas de las secciones de Akerchi, Idmarrach, Tihela (región de Adarouch) y Tinguiz Remz (Cuenca de Tindouf) permiten reconocer a grandes rasgos, distintos medios sedimen-

tarios en función de los taxones que predominan en su composición. De esta forma:

- el Serpujoviense de la Formación Akerchi se caracteriza por unas faunas de conodontos con una diversidad y abundancia muy bajas, y un marcado transporte postmortem, en las que predominan cavusgnátidos, mestognátidos y donde *Syncladognathus* y *Kladognathus* adquieren mayor importancia. En menor número que los anteriores se registra *Gnathodus girtyi*, que es más común que *Gnathodus bilineatus*. *Lochriea* e *Hindeodus* están presentes como componentes minoritarios. La asociación sería indicativa de medios someros dentro de la plataforma interna, mucho más someros que los de la Fm Tizra, con condiciones variables de energía, pero no necesariamente con fluctuaciones en la salinidad.

- en la Fm Idmarrach, la asociación de conodontos del nivel ID2/8, de edad Bashkiriense, es de la que más información paleoecológica ha podido inferirse. En esta asociación predominan los gnatódidos, aunque *Gn. bilineatus* se encuentra más representado que *Gn. girtyi*, y lochrieidos. También se registran formas de medios someros como *Mestognathus* y *Cavusgnathus*, aunque como componentes minoritarios. Otros taxones comunes son *Hindeodus*, *Declinognathodus* y aumenta el número de vogelgnátidos respecto de Tizra 2. La presencia de “*Gnathodus*” *homopunctatus*, que junto con la mayor y constante presencia en las muestras de *Kladognathus* y *Syncladognathus* indican ambiente intermedios entre los muy someros y los profundos. La mayoría de los taxones de la asociación son considerados como démicos, excepto en el caso de *Idioprioniodus*, *Cavusgnathus* y *Mestognathus* que podrían haber sido transportados desde otros medios. Esta asociación mixta indica unas condiciones marinas más profundas dentro de la plataforma interna que las de la Fm Akerchi, muy probablemente submareales (por el registro de “*Gn.*” *homopunctatus*, *Kladognathus* y *Lochriea* y un mayor número de *Syncladognathus*), pero no tan profundas como las de la Fm Tizra.. A partir del techo del nivel ID2/8 y especialmente en el nivel de ID2/9 (también de edad Bashkiriense) se registra una drástica disminución en la diversidad y abundancia de conodontos reconociéndose taxones como *Kladognathus*, *Syncladognathus*, *Cavusgnathus* y un ejemplar de *Gnathodus girtyi*, produciéndose además un aumento en óxidos de hierro en el residuo sólido insoluble todo ello indicativo de un medio mucho más somero. Estos niveles coinciden con el evento de regresión del Bashkiriense registrado en la región de Adarouch.

- las asociaciones de conodontos de la Formación Tihela están compuestas por algún taxón de aguas someras (*Mestognathus*), alguno que suele indicar medios relativa mente más profundos (*Hindeodus*),

pero fundamentalmente por taxones de medios intermedios como son *Kladognathus* y *Syncladognathus*. Todos ellos señalarían medios más bien someros, como los del nivel ID2/9 o mucho más someros.

En la sección de Tinguiz Remz (Cuenca de Tindouf) es la capa N, en la parte superior del miembro inferior de la Formación Ouarkiz donde se ha registrado una fauna de conodontos de diversidad y abundancia muy bajas. En ésta se registran los taxones *Kladognathus*, *Cavusgnathus*, *Metognathus* y *Lochriea* indicativos de medios muy someros en medios submareales de la plataforma interna. En la capa T es donde se registran nuevamente, en una abundancia relativamente alta para el escaso número de elementos recuperados, *Kladognathus* y *Cavusgnathus*, y como componente minoritario *Hindeodus*. A partir de la capa U, se registra una nueva secuencia de profundización, identificándose en esta capa *Idiognathoides sulcatus sulcatus*?, un taxón que según NEMYROVSKA *et al.* (2011) suele encontrarse en facies someras en la Zona de ammonioideos de *Reticuloceras* (Krasnopolyaniense-Severokeltmiense).

Asimismo, se pueden señalar diversos aspectos paleoecológicos relacionados con algunos taxones observados en el análisis paleoecológico de la región de Adarouch:

- *Gnathodus girtyi* suele registrarse con más frecuencia en facies más someras que *Gnathodus bilineatus* dentro de su hábitat de medios relativamente profundos a profundos, como ya señalan KRUMHARDT *et al.* (1996). Este hecho puede observarse en la Fm Akerchi donde el primer taxón, aunque escaso, es más frecuente que *Gn. bilineatus*, a la inversa de lo que sucede en la Fm Idmarrach.

- se confirma que tanto *Kladognathus* y, especialmente *Syncladognathus*, suelen hallarse en ambientes someros a intermedios, entre someros y relativamente profundos, como se evidencia con su presencia en las formaciones Akerchi e Idmarrach y con el único registro documentado en la formación Tizra.

11.6.- Paleobiogeografía

Las asociaciones de conodontos de la región de Adarouch (Meseta Central) y de Tinguiz Remz (Cuenca de Tindouf), son las típicas de la “provincia” Euroasiática de HIGGINS (1981b), muy diversas en cuanto a géneros y especies y, dentro de ésta, pueden incluirse en la biofacies de aguas someras. Esta biofacies se caracteriza por una fauna de conodontos diversa, en la que predominan los gnatódidos (grupos *bilineatus* y *girtyi*) y en menor número “*Gnathodus*” *hompounctatus* y *Lochriea*. Otros componentes importantes en estas faunas son todos

aquellos taxones que suelen registrarse en facies de medios someros a relativamente someros/profundos, tales como *Kladognathus*, *Cavusgnathus*, *Mestognathus* y *Syncladognathus*. En este sentido, las asociaciones de conodontos de la región de Adarouch y, en concreto las de las formaciones Idmarrach y Tizra, son muy similares a las descritas en el norte de Inglaterra (Bloque de Askrigg, Bloque de Alston, Northumberland Trough y Stainmore Trough), Escocia (Midland Valley), Cuenca de Lublin en Polonia, a las del Chokierense (Zona H_{1b}) de la Caliza Panching de Malasia, a las del Serpujoviense de Sierra Morena y de la Cuenca de Moscú. Incluso son similares a las de la Cuenca de Craven del norte de Inglaterra que es de tipo profundo, pero no tan profundas como por ejemplo, las de la Zona Cantábrica.

La principal diferencia que se registra en las faunas estudiadas en el presente trabajo con las de facies someras descritas por HIGGINS (1981b) es la ausencia de formas ornamentadas de *Lochriea*, *Adetognathus* y *Rhachistognathus* en las asociaciones marroquíes.

Las faunas de la Fm Akerchi (Meseta Central) y de la Fm Ouarkiz (Cuenca de Tindouf), con una diversidad y abundancias muy bajas, registran taxones de medios muy someros como *Mestognathus*, *Cavusgnathus*, y otros de medios intermedios como *Kladognathus* y *Syncladognathus*, y taxones de medios más profundos con condiciones marinas normales como *Gnathodus*, *Lochriea* o *Hindeodus* son escasos. Unas faunas similares a las de estas dos formaciones se registran en la Fm Assedjefar (cuenca de Illizi-Ghadames; Serpujoviense-Bashkiriense) de Libia, o en el Viseense superior de las Provincias Atlánticas de Canadá, ambas correspondientes a medios muy someros dentro de la plataforma interna, aunque en el caso de Canadá, en la que se reconocen niveles de evaporitas, son medios aún más someros.

De la mayoría de las cuencas de la Plataforma del Sáhara se conocen pocos datos de conodontos o bien son muy escasos. Las asociaciones de conodontos del presente trabajo, especialmente las de la región de Adarouch, son similares a las asociaciones del Viseense-Serpujoviense, incluso a la que cruza el límite Misisípico-Pensilvánico de la Cuenca de Béchar. Una diferencia entre ambas cuencas es la ausencia de formas ornamentadas de *Lochriea*, *Rhachistognathus* y *Adetognathus* en Adarouch, que sí se encuentran presentes en Béchar.

Por último, la única similitud con las asociaciones de conodontos de la “provincia” del Midcontinent es la ausencia de formas ornamentadas de *Lochriea* en las asociaciones de conodontos de Marruecos del presente trabajo, así como la presencia importante y abundancia de ejemplares de *Idioprioniodus* en las facies de destrucción de los montículos microbianos de la sección de Tizra 2.

BIBLIOGRAFÍA



Prioniodus tulensis PANDER (1856,
p. 30, Tab. 2A, fig. 18)

BIBLIOGRAFÍA

- ADRICHEM BOOGAERT, H.A. VAN. 1967. Devonian and Lower Carboniferous Conodonts of the Cantabrian Mountains (Spain) and their Stratigraphic Application. *Leidse Geologische Mededelingen*, **39**: 129-192.
- AGARD, J., MORIN, PH. & TERMIER, H. 1955. Esquisse d'une hostoire géologique de la région de M'irt (Maroc central). *Notes et Mémoires du Service Géologique* **12**(125):15-28.
- AIZENVERG, D.E., BRAZHNIKOVA, N.E., VASSILYUK, N.P., REITLINGER, E.V., FOMINA, E.V. & EINOR, O.L. 1979a. The Serpukhovian stage of the Lower Carboniferous of the USSR. *En*: R.H. WAGNER, A.C. HIGGINS & S.V. MEYEN (eds.), *The Carboniferous of the USSR, Yorkshire Geological Society, Occasional Publication*, Leeds, **4**: 43-59.
- AIZENVERG, D.E., BRAZHNIKOVA, N.E., VASSILYUK, N.P., VDOVENKO, M.Y., GORAK, S.V., DUNAeva, N. N., ZERNETSKAYA, N.V., POLETAEV, V.I., POTIEVSKAYA, P.D., ROTAI, A.P. & SERGEEVA, M.T. 1979b. The Carboniferous sequence of the Donetz Basin: a standard section for the Carboniferous System. *En*: R.H. WAGNER, A.C. HIGGINS & S.V. MEYEN (eds.), *The Carboniferous of the USSR, Yorkshire Geological Society, Occasional Publication*, Leeds, **4**: 197-224.
- AIZENVERG, D.E., ASTAKHOVA, T.V., BERCHENKO, O.I., BRAZHNIKOVA, N.E., VDOVENKO, M.V., DUNAev, N.N., ZERNETSKAYA, N.V. POLETAEV, I. & SERGEEVA, M.T. 1983. *Late Serpukhovian Substage in the Donets Basin*. Akademiya Nauk Ukrainskoi SSR, Leeds, Institut Geologicheskii Nauk, Kiev. 164 pp. (en ruso).
- ALDRIDGE, R.J. 1987. Conodont palaeobiology: a historical review. *En*: R.J. ALDRIDGE (ed.) *Palaeobiology of conodonts*. Ellis Horwood Ltd, Chichester. pp 11-34.
- ALDRIDGE, R.J. 1988. Extinction and survival in the conodonts. *En*: G.P. LARWOOD (ed.); Extinction and survival in the Fossil Record. *Systematics Association Special Volume*. **34**: 231-257. Clarendon Press. Oxford.
- ALDRIDGE, R.J. & BRIGGS, D.E.G. 1986. Conodonts. *En*: A. HOFFMAN & M. H. NITECKI (Eds.) *Problematic fossil taxa*. Oxford University Press. pp. 227-239.
- ALDRIDGE, R.J., BRIGGS, D.E.G., CLARKSON, E.N.K. & SMITH, M.P. 1986. The affinities of conodonts- new evidence from the Carboniferous of Edinburgh, Scotland. *Lethaia*, **19**: 279-291.
- ALDRIDGE, R.J., BRIGGS, D.E.G., SMITH, M.P., CLARKSON, E.N.K. & CLARK, N.D.L. 1993. The anatomy of conodonts. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **340**: 405-421.
- ALDRIDGE, R.J. & PURNELL, M. A. 1996. The conodont controversies. *Trends in Ecology and Evolution*, **11**: 463-468.
- ALEKSEEV, A.S. 2009. Geological setting and Carboniferous stratigraphy of Moscow Basin. *En*: A. S. ALEKSEEV & N. N. GOREVA, *Type and reference Carboniferous sections in the south part of the Moscow Basin, Field Trip Guidebook of International Field Meeting of the I.U.G.S. Subcommission on Carboniferous Stratigraphy*. Borissiak Paleontological Institute of Russian Academy of Sciences, Moscow. pp 13-44.
- ALEKSEEV, A.S., GOREVA, N.V., ISAKOVA, T.N. & MAKHLINA, M.K. 2004. Biostratigraphy of the Carboniferous in the Moscow Syncline, Russia. *Newsletter on Carboniferous Stratigraphy* **22**, 28-34.
- ALLARAY, A., LAVENU, A. & RIBERYOLLES, M. 1976. Etude tectonique et microtectonique d'un segment de chaîne hercynienne dans la partie sud-orientale du Maroc Central. *Notes et Mémoires Service géologique Maroc*, **261**: 1-269.
- ARENAS, R., DÍEZ, FERNÁNDEZ, R., SÁNCHEZ MARTÍNEZ, S., GERDES, A., FERNÁNDEZ SUÁREZ, J. & ALBERT, R. 2014. Two-stage collision: exploring the birth of Pangea in the Variscan Terranes. *Gondwana Research*, **25**: 756-763.
- ARMSTRONG, H.A. & PURNELL, M.A. 1987. Dinantian conodont biostratigraphy of the Northumberland Trough. *Journal of Micropaleontology*, **6**(2): 97-112.
- ARMSTRONG, H.A., SMITH, M.P., ALDRIDGE, R.J. & TULL, S.L. 1994. Thermal maturation of the Lower Palaeozoic strata of northern Greenland from conodont colour alteration index (CAI) data: implications for burial history and hydrocarbon exploration. *Geological Magazine*, **131**: 219-230.
- ATAKUL-ÖZDEMİR, A., PURNELL, M.A. & RILEY, N.J. 2012. Cladistic tests of monophyly and relationships of biotratigraphically significant conodonts using multielement skeletal data –*Lochriea homopunctatus* and the genus *Lochriea*. *Palaeontology*, **55**(6): 1279-1291.
- AUSTIN, R.L. 1972. Problems of conodont taxonomy with special reference to Upper Carboniferous forms. *En*: M. LINDSTRÖM & W. ZIEGLER (eds.), Symposium on Conodont Taxonomy. *Geologica et Palaeontologica, Sonderberg*, **1**: 115-26.
- AUSTIN, R.L. 1973. Modification of the British Avonian Conodont zonation and a reappraisal of European Dinantian conodont zonation and correlation. *Annales de la Société Géologique de Belgique*, **141**: 105-116.
- AUSTIN, R.L. 1976. Evidence from Great Britain and Ireland concerning west European Dinantian conodont paleoecology. *Geological Association of Canada, Special Paper*, **15**: 201-224.
- AUSTIN, R.L. 1987. Conodonts of the Arundian (Dinantian) stratotype boundary beds from Dyfed, South Wales. *En*: M. HART (ed.), *Micropalaeontology of carbonate environments*. British Micropalaeontological Society Series, Ellis Horwood Ltd. Chichester. pp 238-245.
- AUSTIN, R.L. & ALDRIDGE, R.J. 1973. Conodonts from horizons with *Goniattites crenistria* PHILLIPS in North Wales and Isle of Man. *Geological Magazine*, **110**: 37-42.

- AUSTIN, R.L. & HUSRI, S. 1974. Dinantian conodont faunas of County Clare, County Limerick and County Leitrim. An appendix. *Belgian Geological Survey International Symposium on Belgian Micropalaeontological Limits from Emsian to Viséan, Namur 1974*, **3**: 18-69.
- AUSTIN, R.L. & MITCHELL, M. 1975. Middle Dinantian platform conodonts from County Fermanagh and County Tyrone, Northern Ireland. *Bulletin of the Geological Survey of Great Britain*, **55**: 43-54.
- AUSTIN, R.L. & RHODES, F.H.T. 1969. A conodont assemblage from the Carboniferous of the Avon Gorge, Bristol. *Palaeontology*, **12**: 400-405.
- AZOR, A., RUATTO, D., SIMANCAS, J.F., GONZÁLEZ LO-DEIRO, F., MARTÍNEZ POYATOS, D., MARTÍN PARRA, L.M. & MATAS, J. 2008. Rheic Ocean ophiolitic remnants in southern Iberia questioned by SHRIMP U-Pb zircon ages on the Beja-Acebuches amphibolites. *Tectonics*, **27**: TC5006.
- BADA, J.L. 1991. Amino acid cosmochemistry. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **B333**: 349-358.
- BAESEMANN, J. 1973. Missourian (Upper Pennsylvanian) conodonts of northeastern Kansas. *Journal of Paleontology*, **47**: 689-710.
- BAESEMANN, J. & LANE, H.R. 1985. Taxonomy and evolution of the genus *Rhachistognathus* Dunn (Conodonts; Late Mississippian to early middle Pennsylvanian). En: H. R. LANE & E. ZIEGLER (eds.), *Toward a Boundary in the Middle of the Carboniferous: Stratigraphy and Paleontology*. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **74**: 93-136.
- BARDACK, D. 1991. First fossil hagfish (Myxinoidea): a record from the Pennsylvanian of Illinois. *Science*, **254**: 701-703.
- BARDACK, D. & RICHARDSON JR., E.S. 1977. New agnathous fishes from the Pennsylvanian of Illinois. *Fieldiana Geology*, **33**: 489-510.
- BARDACK, D. & ZANGERL, R. 1968. First fossil lamprey: A record from the Pennsylvanian of Illinois. *Science* **162**: 1265-1267.
- BARNES, C. R. & FÄHRAEUS, L. E. 1975. Provinces, communities and the proposed nekto-benthic habit of Ordovician conodontophorida. *Lethaia*, **8**: 133-149.
- BARSKOV, I.S., ALEKSEEV, S.A., KONONOVA, L.I. & MIGDISOVA, A.V. 1987. *Predelitel konodontov verkhnego devona i karbona* (Atlas of Upper Devonian and Carboniferous conodonts). Izdatelstvo Moscovskogo Universiteta, Moscú 1. 144 p.
- BASSLER, R.S. 1925. Classification and stratigraphic use of the conodonts. *Geological Society of America Bulletin*, **36**: 218-220.
- BATESON, W. 1886. The ancestry of the Chordata. *Quarterly Journal of Microscopical Sciences*, **26**: 535-571.
- BEAUCHAMP, J. & IZART, A. 1987. Early carboniferous basins of the Atlas-Meseta domain (Morocco): sedimentary model and geodynamic evolution. *Geology*, **15**: 797-800.
- BELKA, Z. 1982. Upper Viséan conodonts from Orlej in the Cracow Upland: stratigraphical and paleothermal implications. *Acta Geologica Polonica*, **32**(1-2): 57-66.
- BELKA, Z. 1983. Evolution of the Lower Carboniferous conodont genus *Mestognathus*. *Acta Geologica Polonica*, **33**(1-4): 73-84.
- BELKA, Z. 1985. Lower Carboniferous conodont biostratigraphy in the northeastern part of the Moravia-Silesia Basin. *Acta Geologica Polonica*, **35**: 33-60.
- BELKA, Z. 1990. Thermal maturation and burial history from conodont colour alteration data, Holy Cross Mountains, Polan. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **118**: 241-251.
- BELKA, Z. & GROESSENS, E. 1986. Conodont succession across the Tournaisian-Viséan boundary beds at the Salet, Belgium. *Bulletin de la Société Belge de Géologie*, **95**: 257-280.
- BELKA, Z. & KORN, D. 1994. Re-evaluation of the Early Carboniferous conodont succession in the Esla area of the Cantabrian Zone (Cantabrian Mountains). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **168**: 183-193.
- BELKA, Z. & LEHMANN, J. 1998. Late Viséan/early Namurian conodont succession from the Esla area of the Cantabrian Mountains, Spain. *Acta Geologica Polonica*, **48**: 31-41.
- BEN ABBOU, M. 2001a. *Dynamique des bassins d'avant pays carbonifères: signatures tectoniques, sédimentaires et magmatiques de l'évolution de la chaîne hercynienne du Maroc central septentrional*. Tesis de Estado, Universidad de Marrakech. 305 p.
- BEN ABBOU, M. 2001b. *Dynamique des bassins d'avant pays carbonifères: signatures tectoniques, sédimentaires et magmatiques de l'évolution de la chaîne hercynienne du Maroc central septentrional*. Tesis de Estado, Universidad de Marrakech. 307 p.
- BEN ABBOU, M., SOULA, J. C., BRUSSET, S., RODDAZ, M., NTARMOUCHANT, A., DRIOUCH, Y., CHRISTOPHOUL, F., BOUABDELLI, M., MAJESTÉ-MENJOULA, C., BÉZIAT, D., DEBAT, P. & DÉRAMOND, J. 2001. Contrôle tectonique de la sédimentation dans le système de basins d'avant-pays de la Meseta Marocaine. *Comptes Rendus Académie Sciences Paris, Earth and Planetary Sciences*, **332**: 703-709.
- BENDER, P., BRAUN, A. & KÖNINGSHOF, P. 1991. Radiolarien und Conodonten aus unterkarbonischen Kiesel-kalken und Kieselschiefern des nördlichen Rheinischen Schiefergebirges. *Geologica et Paläontologica*, **25**: 87-97.
- BENGTSON, P. 1988. Open Nomenclature. *Palaeontology*, **31**(1): 223-227.
- BENGTSON, S. 1976. The structure of some Middle Cambrian conodonts, and the early evolution of conodont structure and function. *Lethaia*, **9**: 185-206.
- BENGTSON, S. 1983. The early history of conodonts. *Fossils and Strata*, **15**: 5-19.
- BENMORE, R.A., COLEMAN, M.L. & MCARTHUR, J.M. 1983. Origin of sedimentary francolite from its sulphur and carbon isotope composition. *Nature*, **302**: 516-518.
- BERGSTRÖM, S.M. & SWEET, W.C. 1966. Conodonts from the Lesington Limestone (Middle Ordovician)

- of Kentucky and its laterals equivalent in Ohio and Indiana. *Bulletin of American Paleontology*, **50**: 271-441.
- BERKHLI, M. 1999. *Sédimentologie, biostratigraphie et stratigraphie séquentielle du NE de la Méséta occidentale marocaine pendant le Carbonifère inférieur (Viséen-Serpoukhovien)*. Thèse État, Université Moulay Ismaïl de Meknès, Meknès. 290 p. Inédita.
- BERKHLI, M. & VACHARD, D. 2001. New biostratigraphical data from the early Carboniferous sequences of the Adarouch area (NE Central Morocco). *Newsletter on Stratigraphy*, **39**: 33-54.
- BERKHLI, M. & VACHARD, D. 2002. Le Carbonifère du Maroc central: les formations de Migoumess, de Tirlhela et d'Idmarrach. Lithologie, biostratigraphie et conséquences géodynamiques. *Comptes Rendus Geoscience*, **334**: 67-72.
- BERKHLI, M., VACHARD, D., PAICHLER, J.C. & TAHIRI, A. 2000. Modèle sédimentaire et evolution géodynamique du Nord-Est de la Méséta occidentale marocaine au cours du Carbonifère inférieur. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **331**(1): 251-256.
- BERKHLI, M., VACHARD, D. & PAICHELER, J.C. 2001. Les séries du Carbonifère inférieur de la région d'Adarouch, NE du Maroc central: lithologie et biostratigraphie. *Journal of African Earth Sciences*, **32**: 557-571.
- BERMÚDEZ-ROCHAS, D., SARMIENTO, G.N. & RODRÍGUEZ, S. 2004. Conodontos del Viseense superior (Carbonífero) de la Unidad de la Sierra del Castillo (Córdoba, España). *Coloquios de Paleontología*, **54**: 25-68.
- BISAT, W.S. 1924. The Carboniferous goniatites of the north of England and their zones. *Proceedings of the Yorkshire Geological Society*, **20**: 40-124.
- BISAT, W.S. 1928. The Carboniferous goniatites of the north of England and their continental equivalents. *En: Congrès pour l'Avancement des Études de Stratigraphie du Carbonifère, Compte Rendu*, Heerlen, 1927:117-133.
- BISAT, W.S. 1930. On *Cravenoceras leion* sp. nov. *Transactions of the Leeds Geological Association*, **20**: 28-32.
- BISCHOFF, G. 1957. Die Conodonten-Stratigraphie des rheno-herzynischen Unterkarbons mit Berücksichtigung der Wocklumeria-Stufe und der Devon/Karbon-Grenze. *Abhandlungen des Hessischen Landesamtes für Bodenforschung*, **19**: 1-64.
- BLAKEY, R.C. 2007. <http://www2.j.nau.edu/rcb7/namM325.jpg> (North America Palaeogeographic Maps, Late Mississippian).
- BLAKEY, R.C. 2011. <https://cpgeosystems.com/eurotectonic.html> (Paleotectonic maps of Europe; Carboniferous Mississippian, 350 Ma).
- BLAKEY, R.C. 2016. https://deeptimes.com/wp-content/uploads/2016/05/NAM_key-345Ma_EMiss.png
- BLANCO-FERRERA, S. 2011. *Los conodontos y la evolución tectonotérmica del sector noroeste de la Zona Cantábrica*. Tesis Doctoral, Universidad de Oviedo. Inédita. p. 296.
- BLANCO-FERRERA, S., GARCÍA-LÓPEZ, S. & SANZ-LÓPEZ, J. 2005. Conodontos carboníferos de la sección del río Cares (Unidad de Picos de Europa, Zona Cantábrica, N de España). *Geobios*, **38**: 17-27.
- BLANCO-FERRERA, S., SANZ-LÓPEZ, J., GARCÍA-LÓPEZ, S., BASTIDA, F. & VALÍN, M. L. 2011. Conodont alteration and tectonothermal evolution of a diagenetic unit in the Iberian Variscan belt (Ponga-Cuera unit, NW Spain). *Geological Magazine*, **148**: 35-49.
- BLIECK, A., TURNER, S., BURROW, C. J., SCHUITZE, H-P, REXROAD, C. B., BULTYNCK, P. & NOWLAN, S. 2010. Fossils, histology, and phylogeny: Why conodonts are not vertebrates. *Episodes*, **33**(4): 234-241.
- BOERSMA, K.T. 1973. Devonian and Lower Carboniferous conodont biostratigraphy, Spanish Central Pyrenees. *Leidse Geologische Mededelingen*, **49**: 303-377.
- BONCHEVA, I., BAHRAMI, A., YAZDI, M. & TORABY, H. 2007. Carboniferous conodont biostratigraphy and late Palaeozoic depositional evolution in south central Iran (Asdabad section –SE Isfahan). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **113**(3): 329-356.
- BOŠIČ, R. 1999. Zur Conodonten-Stratigraphie der Oberen Sanzenkogel Formation (Karbon, Grazer Paläozoikum). *Geologica et Palaeontologica*, **33**: 167-189.
- BOUABDELLI, M. 1989. *Tectonique et sédimentation dans un bassin orogénique: le sillon viséen d'Azrou-Khenifra (Est du massif hercynien central du Maroc)*. Thèse Doctorat Sciences Naturelles, Université Louis Pasteur, Strasbourg, France. 262 p. Inédita.
- BOUABDELLI, M. & PIQUÉ, A. 1996. Du bassin sur décrochement au bassin d'avant-pays: dynamique du bassin d'Azrou-Khenifra (Maroc hercynien central). *Journal of African Earth Sciences*, **23**(2): 213-224.
- BRANSON, E.B. 1938. Stratigraphy and paleontology of the Lower Mississippian of Missouri. Part 1. *University of Missouri Studies*, **13**(3): 1-208.
- BRANSON, E.B. & MEHL, M.G. 1934. Conodonts from the Grassy Creek Shale of Missouri. *University of Missouri Studies*, **8**: 171-259.
- BRANSON, E.B. & MEHL, M.G. 1941a. Caney Conodonts of Upper Mississippian Age. *Denison University Bulletin, Journal of the Scientific Laboratories*, **35**: 167-178.
- BRANSON, E.B. & MEHL, M.G. 1941b. Conodonts from the Keokuk Formation. *Bulletin of Denison University*, **40**, *Journal of the Scientific Laboratories*, **35**: 179-188.
- BRANSON, E.B. & MEHL, M.G. 1941c. New and little known Carboniferous conodont genera. *Journal of Paleontology*, **15**: 97-106.
- BRENCKLE, P.L. & MILKINA, N.V. 2003. Foraminiferal timing of carbonate deposition on the Late Devonian (Famennian)-Middle Pennsylvanian (Bashkirian) Tengiz Platform, Kazakhstan. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **109**: 131-158.

- BRENCKLE, P.L., BAESEMAN, J.F., LANE, H.R., WEST, R.R., WEBSTER, G.D., LANGENHEIM, R.L., BRAND, U. & RICHARDS, B.C. 1997. Arrow Canyon, the Mid-Carboniferous Boundary Stratotype. *En*: P.L. BRENCKLE & W.R. PAGE (eds.). *Guidebook: Arrow Canyon Range, Nevada. Special Publication of Cushman Foundation of Foraminiferal Research*, **36** (Suppl.): 13-32.
- BRIGGS, D.E.G., CLARKSON, E.N.K. & ALDRIDGE, R.J. 1983. The conodont animal. *Lethaia*, **16**: 1-14.
- BROADHEAD, T.W. & DRIESE, S.G. 1994. Experimental and natural abrasion of conodonts in marine and eolian environment. *Palaos*, **9**: 546-560.
- BROADHEAD, T.W., DRIESE, S.G. & HARVEY, J.L. 1990. Gravitational settling of conodont elements; implications for paleoecologic interpretations of conodont assemblages. *Geology*, **18**: 850-853.
- BROWN, L.M., REXROAD, C.B., EGGERT, D.L. & HOROWITZ, A.S. 1991. Conodont paleontology of the Providence Limestone Member of the Dugger Formation (Pennsylvanian, Desmoinesian) in the southern part of the Illinois Basin. *Journal of Paleontology*, **65**(6): 945-957.
- BUDD, D.A. & PERKINS, R.D. 1980. Bathymetric zonation and palaeoecological significance of microborings in Puerto Rican Shelf and slope sediments. *Journal of Sedimentary Petrology*, **50**: 881-903.
- BUMBUY, A.J. & GUIRAUD, R. 2005. The geodynamic setting of the Phanerozoic basins of Africa. *Journal of African Earth Sciences*, **43**: 1-12.
- BUNDSCHUH, M. 2000. *Silurische Mikrobohrspuren. Ihre Beschreibung und Verteilung in verschiedenen Faziesräumen (Schweden, Litauen, Großbritannien und den U.S.A.)*. PhD Thesis, Fachbereich Geowiss, Universität Johann Wolfgang Goethe, Frankfurt. 129 p.
- BURMEISTER, C.H.C. 1847. *Handbuch der Entomologie*, Vol. 5. Berlin, Enslin. 584 p.
- BURNETT, R.D. 1987. Regional maturation patterns for late Visean (Carboniferous, Dinantian) rocks of northern England based on mapping of conodont colour. *Irish Journal of Earth Sciences*, **8**: 165-185.
- BURNETT, R.D. 1988. Physical and chemical changes in conodonts from contact-metamorphosed limestones. *Irish Journal of Earth Sciences*, **9**: 79-119.
- BURNETT, R.D. & HALL, J.C. 1992. Significance of ultrastructural features in etched conodonts. *Journal of Paleontology*, **66**, 266-276.
- BURNETT, R.D., HIGGINS, A.C. & AUSTIN, R.L. 1994. Carboniferous-Devonian Conodont CAI in England, Wales and Scotland. The patterns and its interpretation: a synoptic review. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **168**: 267-280.
- BUSTIN, R.M., BARNES, M.A. & BARNES, W.C. 1990. Determining levels of organic diagenesis in sediments and fossil fuels. *Geoscience Canada Reprint Series*, **4**: 205-225.
- CARLS, P. 1977. Could conodonts be lost and replaced?. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **155**: 18-64.
- CARLS, P. & SLÁVÍK, L. 2005. Upgrading of magnetic susceptibility of conodont sample residues before magnetic separation. *Lethaia*, **38**: 171-172.
- CAVAROC, V.V., PADGETT, G., STEPHENS, D.G., KANES, W.H., BOUDDA, A. & WOLLEN, I.D. 1976. Late Paleozoic of the Tindouf Basin—North Africa. *Journal of Sedimentary Petrology*, **46**: 77-88.
- CHARPENTIER, R.R. 1984. Conodonts through time and space: Studies in conodont provincialism. *Geological Society of America Memoir*, **196**: 1-340.
- CHAUFFE, K.M. 1983. Multielement conodont species and ecological interpretation of the Lower Osagean (Lower Carboniferous) conodont zonation for Mid-continent North America. *Micropaleontology*, **29**: 404-429.
- CHAUFFE, K.M. & NICHOLS, P.A. 1995. Differentiating evolution from environmentally induced modifications in Mid-Carboniferous conodonts. *Palaeontology*, **38**(4): 875-895.1-31.
- CHOUBERT, G. 1951. Essai de chronologie hercynienne. *Note et memoires du Service géologique du Maroc*, **4**(83): 9-78.
- CHOUBERT, G. 1952. Histoire géologique du Domaine de l'Anti-Atlas. *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc*, **100**: 77-194.
- CLARK, D.L. 1972. Early Permian crisis and its bearing on Permo-Triassic conodont taxonomy. *Geologica et Palaeontologica*, **SB 1**: 147-158.
- CLARK, D.L. 1981. Paleoeecology. *En*: R.A. ROBINSON (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part W Miscellaneous, Supplement 2 Conodonta*. Geological Society of America and University of Kansas. pp. W87-W92.
- CLARK, D.L., SWEET, W.C., BERGSTROM, S.M., KLAPPER, G., AUSTIN, R.L., RHODES, F.H.T., MULLER, K.J., ZIEGLER, W., LINDSTROM, M., MULLER, J.F. & HARRIS, A.G. 1981. Conodonta. *En*: R.A. ROBINSON (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part W Miscellaneous Supplement 2*. Geological Society of America & University of Kansas. 220 p.
- CLARKE, W.J. 1960. Scottish Carboniferous conodonts. *Edinburgh Geological Society Transactions*, **18**: 1-30.
- COLLINSON, CH. 1963. Collection and preparation of conodonts through mass production techniques. *Illinois State Geological Survey, Circular*, **343**: 1-16.
- COLLINSON, CH., REXROAD, C.B. & THOMPSON, T.L. 1971. Conodont zonation of the North American Mississippian. *Geological Society of America, Memoir* **127**: 353-394.
- CONIL, R., LONGERSTAEY, P.J. & RAMSBOTTOM, W.H.C. 1980. Matériaux pour l'étude micropaléontologique du Dinantien de Grande-Bretagne. *Mémoires de l'Institut de Géologie de l'Université de Louvain*, **30**: 1-187.
- CONIL, R., GROESSENS, E., LALOUX, M., POTY, E. & TOURNEUR, F. 1991. Carboniferous guide Foraminifera, Corals and Conodonts in the Franco-Belgian and Campine basins: their potential for widespread correlation. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **130**: 15-30.

- CONRAD, J. 1972a. L'âge et les modalités de la régression carbonifère au bord nord du bassin de Tindouf (Sahara occidental). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **274**: 1780-1783.
- CONRAD, J. 1972b. La regression namurienne sur le Nord de la plate-forme africaine. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **274**: 2003-2006.
- CONRAD, J. 1984. *Les séries carbonifères du Sahara central algérien. Stratigraphie, sédimentation, évolution structurale*. Thèse Doctorale d'État es Sciences Naturelles, Université Aix-Marseille. 370 p.
- CONRAD, J. 1985. Northwestern and central Saharan areas: Tindouf Basin, North Africa. En: R.H. WAGNER, C.F. WINKLER PRINS & L.F. GRANADOS (eds.), *The Carboniferous of the World II: Australia, Indian subcontinent, South Africa, South America and North Africa*. IUGS Publication N° 20. Instituto Geológico y Minero de España/Empresa Nacional Adaro de Investigaciones Mineras S.A., Madrid. pp. 325-327.
- CONRAD, J. & LEGRAND-BLAIN, M. 1971. *Titanaria Africana* nov. sp. un nouveau Gigantoproductide du Namurien Saharien. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle du Afrique Nord*, **62**: 107-131.
- CONWAY MORRIS, S. 1976. A new Cambrian lophophorate from the Burgess Shale of British Columbia. *Palaeontology*, **19**: 199-222.
- CONWAY MORRIS, S. 1985. Conodontophorids or Conodontophages? A review of the evidence on the "Conodontochordates" from the Bear Gulch Limestone (Namurian) of Montana, U.S.A.. En: J.T. DUTRO JR. & H.W. PFEFFERFORN (eds.): *Palaeontology, Paleoeology, Paleogeography, Compte Rendu*, **5**, *Neuvième congrès international de stratigraphie et de géologie du Carbonifère*, Washington and Champaign-Urbana, 1979, Southern Illinois University Press. pp 473-480.
- CONWAY MORRIS, S. 1989. Conodont paleobiology: recent progress and unsolved problems, *Terra Nova*, **1**: 135-150.
- CÓZAR, P. & SOMERVILLE, I.D. 2004. New algal and foraminiferal assemblages and evidence for recognition of the Asbian-Brigantian boundary in northern England. *Proceedings of the Yorkshire Geological Society*, **55**: 43-65.
- CÓZAR, P. & SOMERVILLE, I.D. 2006. Significance of the Bradyinidae and *Parajanischewskina* n. gen. for biostratigraphic correlations in the late Viséan (Mississippian) in western Paleitethyan basins. *Journal of Foraminiferal Research*, **36**: 262-272.
- CÓZAR, P. & SOMERVILLE, I.D. 2014. Latest Viséan-Early Namurian (Carboniferous) foraminifers from Britain: implications for biostratigraphic and glacioeustatic correlations. *Newsletters on Stratigraphy*, **47**: 355-367.
- CÓZAR, P. & SOMERVILLE, I.D. 2015. Problems correlating the late Brigantian-Arnsbergian Western European substages within northern England. *Geological Journal*. DOI: 10.1002/gj.2700.
- CÓZAR, P., VACHARD, D., SOMERVILLE, I.D., BERKHLI, M., MEDINA-VAREA, P., RODRÍGUEZ, S. & SAID, I. 2008a. Late Viséan-Serpukhovian foraminiferans and calcareous algae from the Adarouch region (central Morocco), North Africa. *Geological Journal*, **43**: 463-485.
- CÓZAR, P., SOMERVILLE, I.D. & BURGUESS, I. 2008b. New foraminifers in the Viséan/serpukhovian boundary interval in the Lower Limestone Formation, Midland Valley, Scotland. *Journal of Paleontology*, **82**: 906-923.
- CÓZAR, P., SAID, I., SOMERVILLE, I.D., VACHARD, D., MEDINA-VAREA, P., RODRÍGUEZ, S. & BERKHLI, M. 2011. Potential foraminiferal markers for the Viséan-Serpukhovian and Serpukhovian-Bashkirian boundaries – a case study from Central Morocco. *Journal of Paleontology*, **85**: 1105-1127.
- CÓZAR, P., MEDINA-VAREA, P., SOMERVILLE, I.D., VACHARD, D., RODRÍGUEZ, S. & SAID, I. 2014a. Foraminifers and conodonts from the late Viséan to early Bashkirian succession in the Saharan Tindouf Basin (southern Morocco): biostratigraphic refinements and implications for correlations in the western Palaeotethys. *Geological Journal*, **49**: 271-302.
- CÓZAR, P., VACHARD, D., SOMERVILLE, I.D., MEDINA-VAREA, P., RODRÍGUEZ, S. & SAID, I. 2014b. The Tindouf Basin, a marine refuge during the Serpukhovian (Carboniferous) mass extinction in the north-western Gondwana platform. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **394**: 12-28.
- CÓZAR, P., GARCÍA-FRANK, A., SOMERVILLE, I.D., VACHARD, D., RODRÍGUEZ, S., MEDINA-VAREA, P. & SAID, I. 2014c. Lithofacies and biostratigraphical correlation of marine Carboniferous rocks in the Tindouf Basin, NW Africa. *Facies*, **60**: 941-962.
- CÓZAR, P., SANZ-LÓPEZ, J. & BLANCO-FERRERA, S. 2015a. Late Viséan-Serpukhovian lasiodiscid foraminifers in Vegas de Sotres section (Cantabrian Mountains, NW Spain): Potential biostratigraphic markers for the Viséan-Serpukhovian boundary. *Geobios*, **48**: 213-238.
- CÓZAR, P., SOMERVILLE, I.D., VACHARD, D., CORONADO, I., GARCÍA-FRANK, A., MEDINA-VAREA, P., SAID, I., DEL MORAL, B. & RODRÍGUEZ, S. 2015b. Upper Mississippian to Lower Pennsylvanian biostratigraphic correlation of the Sahara Platform successions on the northern margin of Gondwana (Morocco, Algeria, Libya). *Gondwana Research*. <http://dx.doi.org/10.1016/j.gr.2015.07.019>.
- CÓZAR, P., SOMERVILLE, I. D., SANZ-LÓPEZ, J. & BLANCO-FERRERA, S. 2016. Foraminiferal biostratigraphy across the Viséan/Serpukhovian boundary in the Vegas de Sotres section (Cantabrian Mountains, Spain). *Journal of Foraminiferal Research*, **46**(2): 171-192.
- DAVIES, R.B. 1980. *Conodont-distributions in some British Dinantian shelf sediments: The Gayle Limestone (Brigantian) of North Yorkshire and selected sections (Courcayan-Brigantian) in the South Wales-Mendip area*. Ph.D. thesis, University of Southampton, U.K. 323 p.
- DAVIES, R.B., AUSTIN, R.L. & MOORE, D. 1993. Environmental controls of Brigantian conodont-distribution: evidence from the Gayle Limestone of the Yoredale Group in Northern England. *Annales de la Société Géologique de Belgique*, **116**: 221-241.

- DAVYDOV, V.I., CROWLEY, J.L., SCMITZ, M.D. & POLETAEV, V.I. 2010. High-precision U-Pb zircon age calibration of the global Carboniferous time scale in Milankovitch band cyclicity in the Donets Basin, eastern Ukraine. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, **11**: 1-22.
- DEAN, M.T. 1987. *Carboniferous conodonts from the Lower and Upper Limestone Groups of the Scottish Midland Valley*. Unpublished Ph.D. Thesis. University of Nottingham, Nottingham. 205 p.
- DEAN, M.T., BROWNE, M.A.E., WATERS, C.N. & POWELL, J.H. 2011. A lithostratigraphical framework for the Carboniferous successions of northern Great Britain (onshore). *British Geological Survey, Leeds, Research Report RR/10/07*: 1-165.
- DELSUC, F., BRINKMANN, H., CHOURROUT, D. & PHILIPPE, H. 2006. Tunicates and not cephalochordates are the closest living relatives of vertebrates. *Nature*, **439**: 965-968.
- DÍEZ FERNÁNDEZ, R., MARTÍNEZ CATALÁN, J.R., ARENAS, R. & ABATÍ, J. 2012. The onset of the assembly of Pangea in NW Iberia: constraints on the kinematics of continental subduction. *Gondwana Research*, **22**: 20-25.
- DIOT, H. & BOUCHEZ, J. L. 1989. Les granitoïdes hercyniens de la Haute Moulouya (Maroc): leur structure primaire déduite de l'ASM. Indication sur leur mise en place. *Bulletin de la Société Géologique de France*, **4**: 705-716.
- DISCOVER. 1996. 17(45). January Issue. Picture blood on its teeth.
- DONOGHUE, P.C.J. 1998. Growth and patterning in the conodont skeleton. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **353**: 633-666.
- DONOGHUE, P.C.J. 2001. Microstructural variation in conodont enamel is a function of adaptation. *Proceedings of the Royal Society of London B, Series B, Biological Sciences*, **268**: 1691-1698.
- DONOGHUE, P.C.J. & ALDRIDGE, R.J. 2001. Origin of a mineralized skeleton. En: P. E. AHLBERG (ed.), *Major Events in Early Vertebrate Evolution – Palaeontology, phylogeny, genetics and development. Systematics Association, Special Volume Series 61*. Taylor and Francis. London and New York. pp. 85-105.
- DONOGHUE, P.C.J. & PURNELL, M.A. 1999. Mammal-like occlusion in conodonts. *Paleobiology*, **25**: 58-74.
- DONOGHUE, P.C.J. & PURNELL, M.A. 2005. Genome duplication, extinction and vertebrate evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, **20**(6): 312-319.
- DONOGHUE, P.C.J. & PURNELL, M.A. 2009. The evolutionary emergence of vertebrates from among their spineless relatives. *Evolution: Education and Outreach*, **2**: 204-212.
- DONOGHUE, P.C.J., PURNELL, M.A. & ALDRIDGE, R.J. 1998. Conodont anatomy, chordate phylogeny and vertebrate classification. *Lethaia*, **3**: 211-219.
- DONOGHUE, P.C.J., FOREY, P.L., & ALDRIDGE, R.J. 2000. Conodont affinity and chordate phylogeny. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **75**: 191-251.
- DONOGHUE, P.C.J., PURNELL, M.A., ALDRIDGE, R.J. & ZHANG, S. 2008. The interrelationships of 'complex' conodonts (Vertebrata). *Journal of Systematic Palaeontology*, **6**: 119-153.
- DOW, V.E. 1960. Magnetic separation of conodonts. *Journal of Paleontology*, **34**(4): 738-743.
- DRUCE, E.C. 1969. Devonian and Carboniferous conodonts from the Bonaparte Gulf Basin, northern Australia and their use in international correlation. *Australian Bureau of Mineral Resources, Geology and Geophysics Bulletin*, **98**: 1-242.
- DRUCE, E.C. 1970. Upper Paleozoic conodont distribution (abstract). En: *Geological society of America, Program, North-Central Section Fourth Annual Meeting, March, 1970, East Lansing, Michigan*, **2**. 386 p.
- DRUCE, E.C. 1973. Upper Paleozoic and Triassic conodont distribution and the recognition of biofacies. En: F.H.T. RHODES (ed.), *Conodont paleozoology. Geological Society of America, Special Paper*, **141**: 191-237.
- DUBOIS, E.P. 1943. Evidence on the nature of conodonts. *Journal of Paleontology*, **17**: 155-159.
- DUNHAM, K.C. 1990. *Geology of the Northern Pennine Orefield, Volume 1 Tyne to Stainmore*. Economic Memoir of the British Geological Survey, Sheets 40, 41 and 45, HMSO, London, 299 p.
- DUNN, D.L. 1966. New Pennsylvanian platform conodonts from southwestern United States. *Journal of Paleontology*, **40**: 1294-1303.
- DUNN, D.L. 1970a. Middle Carboniferous conodonts from western United States and phylogeny of the platform group. *Journal of Paleontology*, **44**: 312-342.
- DUNN, D.L. 1970b. conodont zonation near the Mississippian-Pennsylvanian boundary in Western United States. *Bulletin of the Geological Society of America*, **81**: 2959-2974.
- DUNN, D.L. 1971. Considerations of the *Idiognathoides-Declinognathodus-Neognathodus* complex of Middle Carboniferous platform conodonts. *Lethaia*, **4**: 15-19.
- DZIK, J. 1976. Remarks on the evolution of Ordovician conodonts. *Acta Palaeontologica Polonica*, **21**: 395-455.
- DZIK, J. 1986. Chordate affinities of the conodonts. En: A. HOFFMAN & M.H. NITECKI (eds.), *Problematic fossil taxa. Oxford monographs on geology and geophysics N° 5*. New York, Oxford University Press. pp 240-254.
- DZIK, J. 1991. Evolution of oral apparatuses in the conodont chordates. *Acta Palaeontologica Polonica*, **36**: 265-323.
- DZIK, J. 1995. *Yunnanozoon* and the ancestry of chordates. *Acta Palaeontologica Polonica*, **40**: 341-360.
- EICHENBERG, W. 1930. Conodonten aus dem Culm des Harzes. *Palaöntologisches Zeitschrift*, **12**: 177-182.
- Einor, O.L. 1996. the former USSR. En: R.H. WAGNER, C.F. WINKLER PRINS & L.F. GRANADOS (eds.), *The Carboniferous of the World III, the Former USSR, Mongolia, Middle Eastern Platform, Afghanistan and Iran*, IUGS Publication No. 33,

- Instituto Geológico y Minero de España/Nationaal Natuurhistorisch Museum, Madrid. pp 13-404.
- EINOR, O.L., BRAZHNKOVA, N.E., VASSILYUK, N.P., GORAK, S.V., DUNAeva, N.N., KIREeva, G.D., KOTCHETKOVA, N.M., POPOV, A.B., POTIEVSKAYA, P.D., REITLINGER, E.A., ROTAL, A.P., SERGEEVA, M.T., TETERYUK, V.K., FISSUNENKO, O.P. & FURDUY, R.S. 1979. The Lower-Middle Carboniferous boundary. *En: R.H. WAGNER, A.C. HIGGINS & S.V. MEYEN (eds.), The Carboniferous of the USSR, Yorkshire Geological Society, Occasional Publication Leeds 4*: 61-80.
- EL HASSANI, A. 1994. Tectonique de la Meseta nord-occidentale. *En: A. EL HASSANI, A. PIQUÉ & A. TAHIRI (eds.), Le Massif central marocain et la Meseta orientale. Bulletin de l'Institut Scientifique de Rabat, 18*: 107-124.
- EL HASSANI, A., HUON, S., HOEPFFNER, C., WHITECHURCH, H. & PIQUÉ, A. 1991. Une déformation d'âge ordovicien moyen dans la zone des Sehoui (Meseta marocaine septentrionale). Regard sur les segments "calédoniens" au NW de l'Afrique. *Comptes Rendus Académie des Sciences Paris, 321*(II): 1027-1032.
- ELLISON, S.P. Jr. 1941. Revision of the Pennsylvanian conodonts. *Journal of Paleontology, 15*: 107-143.
- ELLISON, S.P. Jr. 1944. The composition of conodonts. *Journal of Paleontology, 18*: 133-140.
- ELLISON, S.P. Jr. 1968. Conodont census studies as evidence of sorting. *Abstracts and Program of the Annual Meeting of the Geological Society of America, North-Central Section, Iowa City, Iowa (May 8-11, 1968)*, 42 p.
- ELLISON, S.P. Jr. & GRAVES, R.W. 1941. Lower Pennsylvanian (Dimple Limestone) conodonts of the Marathon Region, Texas. *Missouri University School of Mines and Metallurgy, Bulletin of Technical Services, 14*: 1-13.
- EPSTEIN, A.G., EPSTEIN, J.B. & HARRIS, L.D. 1977. Conodont color alteration-an index to organic metamorphism. *United States Geological Survey Professional Paper, 995*: 1-27.
- FABRE, L. 1976. Introduction à la géologie du Sahara algérien, Société Nationale d'Édition et de Diffusion, Alger, éd. 422 p.
- FABRE, L. 2005. Géologie du Sahara occidental et central. *Tervuren African Geoscience Collection, 108*: 1-572.
- FÄHRÆUS, L.E. & FÄHRÆUS -VAN REE, G.E. 1987. Soft tissue matrix of decalcified pectiniform elements of *Hineodella confluens* (Conodonts, Silurian). *En: R.J. ALDRIDGE (ed), Palaeobiology of conodonts*, British Micropalaeontological Society Series, Ellis Horwood Limited, Chichester. pp. 105-110.
- FEDOROWSKI, J. 1981. Carboniferous corals: distribution and sequence. *Acta Palaeontologica Polonica, 26*(2): 1-157.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. 1982. La evolución tafonómica (un planteamiento neodarwinista). *Boletín de la Real Sociedad de Historia Natural (sección Geología), 79*: 243-254.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. 1984a. Nuevas perspectivas de la Tafonomía evolutiva: tafosistemas y asociaciones conservadas. *Estudios Geológicos, 40*: 215-224.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. 1984b. Criterios elementales de reelaboración tafonómica en ammonites de la Cordillera Ibérica. *Acta Geológica Hispánica, 19*(2): 105-116.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. 1986. Sucesiones paleobiológicas y sucesiones registráticas (nuevos conceptos paleontológicos). *Revista Española de Paleontología, 1*: 29-45.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. 1987. Unidades registráticas, Bio-cronología y Geocronología. *Revista Española de Paleontología, 2*: 65-85.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. 1988. La Tafonomía: un subsistema conceptual de la Paleontología. *Coloquios de Paleontología, 41*: 9-34.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. 1990. El significado de la autotonía/aloc-tonía tafonómica. *En: S. R. FERNÁNDEZ-LÓPEZ. (Coord.), Comunicaciones de la Reunión de Tafonomía y Fossilización*. Departamento de Paleontología. Universidad Complutense de Madrid. pp 115-124.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. 1991. Taphonomic concepts for a theoretical biochronology. *Revista Española de Paleontología, 6*(1): 37-49.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. 1997. Ammonites, clinos tafonómicos y ambientes sedimentarios. *Revista Española de Paleontología, 12*(1): 102-128.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. 1999. Tafonomía y fossilización. *En: B. MELÉNDEZ (ed.), Tratado de Paleontología*, tomo I, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid, pp. 51-107, 438-441.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. 2000. *Temas de Tafonomía*. Departamento de Paleontología, Universidad Complutense de Madrid. 167 p.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. & GÓMEZ, J.J. 1990. Utilidad sedimentológica y estratigráfica de los fósiles reelaborados. *En: S.R. FERNÁNDEZ-LÓPEZ. (Coord.), Comunicaciones de la Reunión de Tafonomía y Fossilización*. Departamento de Paleontología. Universidad Complutense de Madrid. pp 125-144.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S., FERNÁNDEZ-JALVO, Y. & ALCALÁ, L. 2002. Accumulation: taphonomic concept and other palaeontological uses. *En: M. de RENZI, M.V. PARDO ALONSO, M. BELINCHÓN, E. PEÑALVER, P. MONTOYA & A. MÁRQUEZ-ALIAGA, Current Topics on Taphonomy and Fossilization*, Colección Encontros, 5, pp 37-47.
- FOMINA, E. V. 1977. Particularities of the foraminiferal development in the late Serpukhovian of the Moscow Syncline. *Voprosy Mikropaleontologii, 20*: 81-93 (en ruso).
- FRIZON DE LAMOTTE, D., TAVAKOLI, -SHIRAZI, S., LETURMY, P., AVERBUCH, O., MOUCHOT, N., RAULIN, C., LEPARMENTIER, F., BLANPIED, CH. & RINGENBACH, J.-C. 2013. Evidence for Late Devonian vertical movements and extensional deformation in northern Africa and Arabia: integration in the geodynamics of the Devonian world. *Tectonics, 32*: 107-122.

- FURDUEY, R.S. 1979. Serpukhovian and Bashkirian conodonts from the South Urals. *En: R.H. WAGNER, A.C. HIGGINS & S.V. MEYEN (eds.), The Carboniferous of the USSR*, plate 14, *Yorkshire Geological Society Occasional Publication*, **4**.
- FURNISH, W.M. 1938. Conodonts from the Prairie du Chien (Lower Ordovician) beds of the upper Mississippi Valley. *Journal of Paleontology*, **12**: 318-340.
- GABBOT, S.E., ALDRIDGE, R.J. & THERON, J.N. 1995. A giant conodont with preserved muscle tissue from the Upper Ordovician of South Africa. *Nature*, **374**: 800-803.
- GAGNIER, P.Y. 1993. *Sacabambaspis janvieri*, vertébré Ordovicien de Bolivie: l'analyse morphologique. *Annales de Paléontologie*, **79**: 19-69.
- GANS, C. & NORTHGUTT, R.G. 1983. Neural crest and the origin of vertebrates: A new head. *Science*, **220**: 268-274.
- GARCÍA-LÓPEZ, S. & SANZ-LÓPEZ, J. 2002a. The Palaeozoic succession and biostratigraphy of the section between Cape Peñas and Cape Torres (Cantabrian coast, NW Spain). *En: S. GARCÍA-LÓPEZ & F. BASTIDA (eds.), Palaeozoic Conodonts from Northern Spain. Cuadernos del Museo Geominero*, **1**: 125-162.
- GARCÍA-LÓPEZ, S. & SANZ-LÓPEZ, J. 2002b. Devonian to Lower Carboniferous conodont biostratigraphy of the Bernesga Valley section (Cantabrian Zone, NW Spain). *En: S. GARCÍA-LÓPEZ & F. BASTIDA (eds.), Palaeozoic Conodonts from Northern Spain. Cuadernos del Museo Geominero*, **1**: 163-206.
- GARCÍA-LÓPEZ, S., BRIME, C., BASTIDA, F. & SARMIENTO, G.N. 1995. CAI values associated with the lowest grade metamorphism. A case study in the Variscan belt of NW Spain. *Special Publications, Macquarie University Centre for Ecostratigraphy and Palaeobiology (MUCEP)*, **1**: 43-44.
- GEORGE, T.N., JOHNSON, G.A.L., MITCHELL, M. PRENTICE, J.E., RAMSBOTTOM, W.H.C., SEVASTOPULO, G. D. & WILSON, R. 1976. A correlation of the Dinantian rocks of the British Isles. *Special Report, Geological Society of London*, **7**: 1-87.
- GIBSHMAN, N.B. 2001. Foraminiferal biostratigraphy of the Serpukhovian Stage stratotype (Zaborie Quarry, Moscow Region). *Newsletter on Carboniferous Stratigraphy*, **19**: 31-34.
- GIBSHMAN, N.B. 2003. Foraminifers from the Serpukhovian Stage Stratotype, the Zabor'e Quarry (Moscow Region). *Stratigraphy and Geological Correlation*, **11**: 39-63.
- GIBSHMAN, N.B., KABANOV, P.B., ALEKSEEV, A.S., GOREVA, N.V. & MASHKINA, M.A. 2009. Novogurovsky Quarry, Upper Visean and Serpukhovian. *En: A.S. ALEKSEEV & N.N. GOREVA, Type and reference Carboniferous sections in the south part of the Moscow Basin, Field Trip Guidebook of International Field Meeting of the I.U.G.S. Subcommission on Carboniferous Stratigraphy. Borissiak Paleontological Institute of Russian Academy of Sciences, Moscow*. pp 13-44.
- GLAUB, I. 1994. Mikrobohrspuren in ausgewählten Ablagerungsbereichen des europäischen Jura und der Unterkreide (Klassifikation und Palökologie). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **174**: 1-324.
- GLAUB, I. & BUNDSCHUH, M. 1997. Comparative studies on Silurian and Jurassic/Lower Cretaceous —microborings. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **201**: 123-135.
- GLAUB, I., GEKTIDIS, M. & VOGEL, K. 2002. Microborings from different North Atlantic shelf areas—Variability of the euphotic zone extension and implications for paleodepth reconstructions. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **237**: 123-135.
- GLOBENSKY, Y. 1967. Middle and Upper Mississippian conodonts from the Windsor Group of the Atlantic Provinces of Canada. *Journal of Paleontology*, **41**: 432-448.
- GLOBENSKY, Y. 1970. The nature of conodonts. *Le Naturaliste Canadien*, **97**: 213-228.
- GOLONKA, J. 2002. Plate-tectonic maps of the Phanerozoic. *En: W. KIESSLING, E. FLÜGEL & J. GOLONKA (eds.), Phanerozoic Reef Patterns. SEMP Special Publication*, **72**: 21-75.
- GORDON, K.D. 1982. A study of microwear on chimpanzee molars: Implications of dental microwear analysis. *American Journal of Physical Anthropology*, **59**: 195-215.
- GORDON, K.D. 1988. A review of methodology and quantification in dental microwear analysis. *Scanning Microscopy*, **2**: 1139-1147.
- GOUEMAND, N., ORCHARD, M.J., URDY, S., BUCHER, H. & TAFFOREAU, P. 2011. Synchrotron-aided reconstruction of the conodont feeding apparatus and implications for the mouth of the first vertebrates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **108**(21): 8720-8724.
- GRAVES, R.W. & ELLISON, S. 1941. Ordovician conodonts of the Marathon Basin, Texas. *Missouri University, School of Mines and Metallurgy, Bulletin Technical Series* **14**(2): 1-26.
- GRAYSON, R.C., DAVIDSON, W.T., WESTERGAARD, E.H., ATCHLEY, S.C., HIGHTOWER, J.H., MONAGHAN, P.T. & POLLARD, C. 1985. Mississippian—"Pennsylvanian" (Mid-Carboniferous) boundary conodonts from the Rhoda Creek Formation: *Homoceras* equivalent in North America. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **74**: 149-180.
- GRAYSON, R.C., MERRILL, G.K. & MILLER, J.F. 1987. *Early and late Paleozoic conodont faunas of the Llano Uplift region, central Texas: biostratigraphy, systematic boundary relationships and stratigraphic importance*. Baylor University and Geological Society of America. 154 p.
- GRAYSON, R.C., MERRILL, G.K. & LAMBERT, L.L. 1990. Carboniferous gnathodontid apparatuses: evidence of a dual origin for Pennsylvanian taxa. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **118**: 353-396.
- GROESSENS, E. 1974. Distribution de conodontes dans le Dinantien de la Belgique. *En: J. BOUCKAERT & M.*

- STREEL (eds.). *International Symposium on Belgian Micropaleontological Limits from Emsian to Viséan, Namur*, 1974. *Geological Survey of Belgium*, **17**: 1-193.
- GROSS, W. 1957. Über die Basis der Conodonten. *Paläontologische Zeitschrift*, **31**: 78-91.
- GROSS, W. 1960. Über die Basis bei den Gattungen *Palmatolepis* und *Polygnathus* (Conodontida). *Paläontologische Zeitschrift*, **34**: 40-58.
- GROVES, J., WANG, Y., QI, Y., RICHARDS, B.C., UENO, K. & WANG, X. 2012. Foraminiferal biostratigraphy of the Viséan-Serpukhovian (Mississippian) boundary interval at slopes and platform sections in southern Guizhou (South China). *Journal of Paleontology*, **86**(5): 753-774.
- GUNNELL, F.H. 1931. Conodonts from the Fort Scott Limestone of Missouri. *Journal of Paleontology*, **5**: 244-252.
- GUNNELL, F.H. 1933. Conodonts and fish remains from the Cherokee, Kansas City, and Wabaunsee Groups of Missouri and Kansas. *Journal of Paleontology*, **7**: 261-297.
- HADDOUM, H., GUIRAUD, R. & MOUSSINE-PUCKINE, A. 2001. Hercynian compressional deformations of the Ahnet-Mouydir Basin, Algerian Saharan Platform: far-field stress effects of the Late Palaeozoic orogeny. *Terra Nova*, **13**: 220-226.
- HALLET, D. 1971. Foraminifera and algae from the Yoredale 'series' (Viséan-Namurian) of northern England. En: *Compte Rendu 6^{ème} Congrès International de Stratigraphie du Carbonifère*, Sheffield, 1967, **3**: 873-901.
- HARLEY, J. 1861. On the Ludlow Bone-bed and its Crustacean remains. *Quarterly Journal of The Geological Society*, London, **17**: 542-552.
- HARLTON, B.H. 1933. Micropaleontology of the Pennsylvanian Johns Valley Shale of the Ouachita Mountains of Oklahoma and its relationships to the Mississippian Caney Shale. *Journal of Paleontology*, **7**: 3-29.
- HARRIS, A.G. 1979. Conodont color alteration and organo-mineral metamorphic index, and its application to Appalachian basin geology. En: P. A. SCHOLLE & P. R. SCHULGER (eds.), *Aspects of Diagenesis. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special Publication*, **26**: 1-16.
- HARRIS, A.G., REXROAD, C.B., LIERMAN, R.T. & ASKIN, R.A. 1990. Evaluation of CAI Anomaly, Putnam County, Central Indian, U.S.A.: Possibility of a Mississippi Valley-Type Hydrothermal System. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **118**: 253-266.
- HARRIS, L.W., & HOLLINGSWORTH, R.V. 1933. New Pennsylvanian conodonts from Oklahoma. *American Journal of Science*, **25**: 193-204.
- HASS, W.H. 1941. Morphology of conodonts. *Journal of Paleontology*, **15**: 71-81.
- HASS, W.H. 1953. Conodonts of the Barnett Formation of Texas. *Professional Paper of the United States Geological Survey*, **243-F**: 69-94.
- HASS, W.H. 1959. Conodonts from the Chappel Limestone of Texas. *United States Geological Survey Professional Paper*, **294**: 365-399.
- HECKEL, P.H. & CLAYTON, G. 2006. The Carboniferous System. Use of the new official names for the subsystem, series and stages. *Geologica Acta*, **4**: 403-407.
- HEDBERG, H.D. (ed.). 1976. *International Stratigraphic Guide. A Guide to Stratigraphic Classification, Terminology and procedure*. John Wiley & Sons, New York. 200 p.
- HEDBERG, H.D. 1980. *Guía Estratigráfica Internacional. Guía para la clasificación, terminología y procedimientos estratigráficos*. Subcomisión Internacional de Clasificación Estratigráfica de la Comisión de Estratigrafía de la UICG. Editorial Reverté, Barcelona, España.
- HELIG, U., BURKHARD, M., CARTIG, S. & ROBERT-CHARRUE, C. 2004. Folding and inversion tectonics in western Anti-Atlas of Morocco. *Tectonics*, **23**: 1-17.
- HELSEN, S. 1995. Conodont alteration in Devonian-Carboniferous dolomites from southern Belgium. *Geologie en Mijnbouw*, **74**: 225-234.
- HÉROUX, Y., CHAGNON, A. & BERTRAND, R. 1979. Compilation and correlation of major thermal maturation indicators. *American Association of Petrology and Geology Bulletin*, **63**: 2128-2144.
- HIGGINS, A.C. 1961. Some Namurian conodonts from North Staffordshire. *Geological Magazine*, **98**: 210-224.
- HIGGINS, A.C. 1962. Conodonts from the "Griotte" Limestone of North West Spain. *Notas y Comunicaciones del Instituto Geológico y Minero de España*, **65**: 5-22.
- HIGGINS, A.C. 1974. Conodont zonation of the Lower Carboniferous of Spain and Portugal. En: J. BOUCKAERT & M. STREEL (eds.), *International Symposium on Belgian Micropaleontological Limits, Namur, 1974 Guidebook. Geological Survey of Belgium Special Publication* **4**: 1-17.
- HIGGINS, A.C. 1975. Conodont zonation of the Late Viséan-early Westphalian strata of the south and central Pennines of northern England. *Bulletin of the Geological Survey of Great Britain*, **53**: 1-90.
- HIGGINS, A.C. 1981a. Coprolitic conodont assemblages from the Lower Westphalian of North Staffordshire. *Palaeontology*, **24**(2): 437-441.
- HIGGINS, A.C. 1981b. The distribution of conodonts in relation to the paleogeography of late Viséan-Namurian Time. En: J.W. NEALE & M.D. BRASIER (eds.), *Microfossils from recent and fossil shelf seas*. Ellis Horwood Limited, Chichester. pp 37-51.
- HIGGINS, A.C. 1985. Part 2 The Carboniferous Subsystem: Conodonts of the Silesian Subsystem from Great Britain and Ireland. En: A.C. HIGGINS & R.L. AUSTIN (eds.): *A stratigraphical index of conodonts*. The British Micropaleontological Society, Ellis Horwood Limited. Chichester. pp 210-227.
- HIGGINS, A.C. & BOUCKAERT, J. 1968. Conodont stratigraphy and paleontology of the Namurian of Belgium. *Service Géologique de Belgique Memoire*, **10**: 1-64.
- HIGGINS, A.C. & VARKER, W.J. 1982. Lower Carboniferous conodont faunas from Ravenstonedale, Cumbria. *Palaeontology*, **25**: 145-166.

- HIGGINS, A.C. & WAGNER-GENTIS, C.H.T. 1982. Conodonts, goniatites and the biostratigraphy of the earlier Carboniferous from the Cantabrian Mountains, Spain. *Palaeontology*, **25**: 313-350.
- HILLIARD, R.W., POTTER, I.C. & MACEY, D.J. 1985. The dentition and feeding mechanism in adults of the Southern Hemisphere lamprey *Geotria australis* Gray. *Acta Zoologica*, **66**: 159-170.
- HINDE, G.J. 1879. On conodonts from the Chazy and Cincinnati Group of the Cambro-Silurian, and from the Hamilton and Genesee-shale divisions of the Devonian in Canada and the United States. *Quarterly Journal of The Geological Society*, London, **35**: 351-369.
- HINDE, G.J. 1900. Notes and descriptions of the new species of Scottish Carboniferous conodonts. *Transactions of the Natural History Society of Glasgow*, **5**: 338-346.
- HOEFFNER, CH. 1987. *La tectonique hercynienne dans l'Est du Maroc*. Thèse d'État, Université de Strasbourg, France 1, 280 p.
- HOEFFNER, CH., SOULAIMANI, A. & PIQUÉ, A. 2005. The Moroccan Hercynides. *Journal of African Earth Sciences*, **43**: 144-165.
- HOLLARD, H. 1967. Le Dévonien du Maroc et du Sahara nord occidental, International Symposium in the Devonian System, Calgary. *Alberta Society of Petroleum Geologists*, **1**: 203-204.
- HOLLARD, H. & JACQUEMONT, P. 1956. Note sur l'âge de la série de la Betaïna (valle du Dra, Sud-Marocain). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **1956**: 2651-2654.
- HOLMES, G.B. 1928. A bibliography of the conodonts with the descriptions of early Mississippian species. *Proceedings of the United States National Museum*, **72**: 1-38.
- HOROWITZ, A.S. & REXROAD, C.B. 1982. An evaluation of statistical reconstruction of multielement conodont taxa from Middle Chesterian rocks (Carboniferous) in Southern Indiana. *Journal of Paleontology*, **56**: 959-969.
- HUDDLE, J.W. 1934. Conodonts from the New Albany shale of Indiana. *Bulletins of American Paleontology*, **21**(72): 1-136.
- HUSRI, S. & AUSTIN, R.L. 1985. Carboniferous and Triassic conodonts from Syrian boreholes. *Journal of Micropalaeontology*, **4**: 93-95.
- HUON, S., PIQUÉ, A. & CLAUSER. 1987. Etude de l'orogénèse hercynienne au Maroc par la datation K/Ar de l'évolution métamorphique de schistes ardoisiers. *Sciences Géologiques, Bulletin, Strasbourg*, **40**: 273-284.
- HUVELIN, P. 1977. Etude géologique et gîtologique du massif hercynien des Jebilet (Maroc occidental). *Notes et Mémoires Service Géologique Maroc*, **232bis**: 1-308.
- IGO, H. & KOIKE, Y. 1964. Carboniferous conodonts from the Omi Limestone, Niigata Prefecture central Japan. Studies of Asian conodonts part 1. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan (new series)*, **53**: 179-193.
- IGO, H. & KOIKE, Y. 1968. Carboniferous conodonts from Kauntan, Malaya. En: T. Kobayashi & R. Toriyama (eds.), *Geology and Paleontology of southeast Asia*. Tokyo, Tokyo University Press, 5, LV, pp. 26-30.
- IZART, A. 1990. *Le basins Dévono-carbonifères de la Meseta marocaine, Stratigraphie, Sédimentologie et Paléogéographie*. Thèse d'Habilitation de l'Université de Bourgogne, Dijon, France. 351 p.
- IZART, A. & BEAUCHAMP, J. 1987. Le Carbonifère inférieur de la Méséta marocaine: sédimentation et paléogéographie. *Bulletin de l'Institut Scientifique de Rabat*, **11**: 79-89.
- IZART, A., CHÈVREMENT, P., TAHIRI, A., EL BOURSOUMI, A. & THIÉBLEMONT, D. 2001. Carte géologique du Maroc au 1/50 000, feuille de Bouqachmir. Mémoire explicatif. *Notes et Mémoires Service Géologique Maroc*, **411bis**: 1-60 pp.
- JANVIER, P. 1981. The phylogeny of the Craniata, with particular reference to the significance of fossil 'agnathans'. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **1**: 121-159.
- JANVIER, P. 1996. The dawn of vertebrates: characters versus common ascent in the rise of current vertebrate phylogenies. *Palaeontology*, **39**(2): 259-287.
- JANVIER, P. 2013. Inside-out turned upside-down. *Nature*, **502**: 457-458.
- JENNY, J. & LE MARREC, A. 1980. Mise en évidence d'une nappe à la limite méridionale du domaine hercynien dans la boutonnière d'Aït Tamelil (Haut Atlas central). *Maroc Eclogae Geologicae Helvetiae*, **73**(3): 681-696.
- JENNY, J., IZART, A. & LESAGE, J.L. 1989. La boutonnière d'Aït Tamelil, évolution, tectono-sédimentaire durant le Viséen et structuration du segment hercynien du Haut Atlas central (Maroc). *Notes et Mémoires Service Géologique Maroc*, **335**: 239-250.
- JEPPSSON, L. 1971. Element arrangement in conodont apparatuses of *Hindeodella* type and similar forms. *Lethaia*, **4**: 101-123.
- JEPPSSON, L. 1979a. Growth, element arrangement, taxonomy and ecology of selected conodonts. *Publications from the Institute of Mineralogy, Palaeontology and Quaternary Geology*, **218**: 1-42.
- JEPPSSON, L. 1979b. Conodont element function. *Lethaia*, **12**: 153-171.
- JEPPSSON, L. 1987. Lithological and conodonts distributional evidence for episodes of anomalous oceanic conditions during the Silurian. En: R. J. Aldridge (ed.); *Palaeobiology of Conodonts*. Ellis Horwood, Chichester. pp 129-145.
- JEPPSSON, L. 2005. Biases in the recovery and interpretation of micropalaeontological data. En: M. A. PURNELL & P. C. J. DONOGHUE (eds.), *Conodont biology and phylogeny: interpreting the fossil record. Special Papers in Palaeontology*, **73**: 57-71 p.
- JEPPSSON, L. & ANEHUS, R. 1995. A buffered formic-acid technique for conodont extraction. *Journal of Paleontology*, **69**: 790-794.
- JEPPSSON, L., FREDHOLM, D. & MATTIASSEN, B. 1985. Acetic-acid and phosphatic fossils—a warning. *Journal of Paleontology*, **59**: 952-956.

- JEPPSSON, L., ANEHUS, R. & FREDHOLM, D. 1999. The optimal acetate buffered acetic acid technique for extracting phosphatic fossils. *Journal of Paleontology*, **73**: 964-972.
- JEFFRIES, R.P.S. 1979. The origin of chordates- a methodological essay. En: M. R. HOUSE (ed.), *The origin of major invertebrate groups*. Systematics Association, Special Volume 12. Academic Press, London. pp 443-477.
- JOLLIE, M. 1982. What are the 'Calcichordata'? and the larger question of the origin of chordates. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **75**: 167-188.
- JOHNSON, G.A.L. 1959. The Carboniferous stratigraphy of the Roman wall district in Western Northumberland. *Proceedings of the Yorkshire Geological Society*, **32**: 83-130.
- JOHNSON, G.A.L. & NUDDS, J.R. 1996. Carboniferous biostratigraphy of the Rookhope Borehole, Co. Durham. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences*, **86**: 181-226.
- JONES, D., EVANS, A.R., SIU, K.K.W., RAYFIELD, A.J. & DONOGHUE, P.C.J. 2012. The sharpest tools in the box? Quantitative analysis of conodont element functional morphology. *Proceedings of the Royal Society B*, **279**: 2849-2854.
- JONES, G.L.I. & SOMERVILLE, I.D. 1996. Irish Dinantian Biostratigraphy: practical application. En: P. STROGEN, I.D. SOMERVILLE & G.L.I. JONES (eds.), *Recent Advances in Lower Carboniferous Geology*, *Geological Society Special Publication 107*, Londres. pp. 371-385.
- KABANOV, P.B., GIBSHMAN, N.B., BARSKOV, I.S., ALEKSEEV, A.S. & GOREVA, N.V. 2009. Zaborie section. Lectostratotype of Serpukhovian Stage. En: A.S. ALEKSEEV & N.N. GOREVA, *Type and reference Carboniferous sections in the south part of the Moscow Basin, Field Trip Guidebook of International Field Meeting of the I.U.G.S. Subcommission on Carboniferous Stratigraphy*. Borissiak Paleontological Institute of Russian Academy of Sciences, Moscow. pp 45-64.
- KABANOV, P.B., ALEKSEEV, A.S., GABDULLIN, R.R., GIBSHMAN, N.B., BERSHOV, A.V., NAUMOV, S. & SAMARIN, E. 2013. Progress in sequence stratigraphy of upper Viséan and lower Serpukhovian of southern Moscow Basin, Russia. *Newsletter on Carboniferous Stratigraphy*, **30**: 55-65.
- KABANOV, P.B., ALEKSEEV, A.S., GIBSHMAN, N.B., GABDULLIN, R.R. & BERSHOV, A. V. 2014. The upper Viséan-Serpukhovian in the type area for the Serpukhovian Stage (Moscow Basin, Russia): Part 1. Sequences, disconformities and biostratigraphic summary. *Geological Journal*. DOI: 10.1002/gj.2612.
- KEMP, A. 2002a. Amino acid residues in conodont elements. *Journal of Paleontology*, **76** (3): 518-528.
- KEMP, A. 2002b. Hyaline tissue of thermally unaltered conodont elements and the enamel of vertebrates. *Alcheringa*, **26**: 23-36.
- KEMP, A. & NICOLL, R.S. 1993. A histochemical analysis of biological residues in conodont elements. *IGCP 328 Palaeozoic Microvertebrates - SDS: Gross Symposium Göttingen, 31 July-6 August, Scientific Sessions, Abstracts*, 43.
- KEMP, A. & NICOLL, R.S. 1995a. On conodont and vertebrate hard tissues. En: R.J. RADLANSKI & H. RENZ (eds.), *Proceedings of the 10th International Symposium on Dental Morphology*, 'M'-Marketing Services, Berlin. pp 7-12.
- KEMP, A. & NICOLL, R.S. 1995b. Protochordate affinities of conodonts. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **182**: 235-245.
- KEMP, A. & NICOLL, R.S. 1996. A histochemical analysis of biological residues in conodont elements. En: S. TURNER & A. BLIECK (eds.), *Gross Symposium, Volume 1: Modern Geology*, **20** (3-4): 287-302. [publicado nuevamente en S. TURNER & A. BLIECK (eds.), *Gross Symposium, Volume 2: Modern Geology, Special Issue*, **21**(1-2): 197-213.
- KEPPIE, J.D., NANCE, R.D., MURPHY, J.B., DOSTAL, J. & BRAID, J.A. 2010. The high-pressure Iberian-Czech belt in the Variscan orogen: extrusion into the upper (Gondwana) plate?. *Gondwana Research*, **17**: 306-316.
- KHARBOUCH, F., JUTEAU, T., TREUIL, M., JORON, J. L., PIQUÉ, A. & HOPEFFNER, C. 1985. Le volcanisme dinantien de la Meseta marocaine nord-occidentale et orientale; caracteres pétrographiques et géochimiques et implications géodynamiques. *Sciences Géologiques Bulletin, Strasbourg*, **38**: 155-163.
- KISCH, H. 1991. Illite cristallinity: recommendations on sample preparation, X-ray diffraction settings, and interlaboratory samples. *Journal of Metamorphic Geology*, **9**: 665-670.
- KLAPPER, G. & BARRICK J.E. 1978. Conodont ecology: Pelagic versus benthic. *Lethaia*, **11**: 15-23.
- KLAPPER, G. & JOHNSON, J.G. 1980. Endemism and dispersal of Devonian conodonts. *Journal of Paleontology*, **54**: 400-455.
- KLAPPER, G. & PHILLIP, G.M. 1971. Devonian conodont skeletal apparatuses and their vicarious skeletal elements. *Lethaia* **4**: 429-452.
- KOIKE, T. 1967. A Carboniferous succession of conodont faunas from the Atetsu Limestone in southwest Japan (studies of Asiatic conodonts, Part VI). *Science reports of the Tokyo Kyoiku Daigaku, Section C, Geology, Mineralogy and Geography*, **9** (93): 279-318.
- KÖNIGSHOF, P. 2003. Conodont deformation patterns and textural alteration in Paleozoic conodonts: examples from Germany and France. *Palaeodiversity & Palaeoenvironments*, **83**: 149-156.
- KÖNIGSHOF, P. & GLAUB, I. 2004. Traces of microboring organisms in Palaeozoic conodont elements. *Geobios*, **37**: 416-424.
- KOZITSKAYA, R.I., KOSENKO, Z.A., LIPNIAGOV, O.M. & NEMIROVSKAYA, T.I. 1978. *Konodonty karbona Donetskogo basina [Carboniferous conodonts of the Donets Basin]*. Naukova Dumka, Academiya Nauk Ukrainskoy SSR, Kiev. 136 p.
- KOZUR, H. 1976. Paleoecology of Triassic conodonts and its bearing on multielement taxonomy. *Geological Association of Canada Special Paper*, **15**: 313-324.

- KRAJEWSKI, K.P., VAN CAPPELLEN, P., TRICHET, J., KUHN, O., LUCAS, J., MARTÍN-ALGARRA, A., PRÉVÔT, L., TEWARI, V.C., GASPAS, L., KNIGHT, R.I. & LAMBOY, M. 1994. Biological processes and apatite formation in sedimentary environments. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, **87**(3): 701-745.
- KRUMHARDT, A.P., HARRIS, A. & WATTS, K.F. 1996. Lithostratigraphy, microlithofacies, and conodont biostratigraphy and biofacies of the Wahoo Limestone (Carboniferous), eastern Sadlerochit Mountains, northeast Brooks Range, Alaska. *United States Geological Survey Professional Paper*, **1568**: 1-70.
- KÜBLER, B. 1984. Les indicateurs des transformations physiques dans la diagenèse. Température et calorimétrie. *Thermométrie et barométrie géologiques* (M. LAGACHE, ed.), **2**: 486-596.
- KULAGINA, E.I. & SINITSYNA, Z.A. 2003. Evolution of the Pseudostaffellidae in the Bashkirian stage (Middle Carboniferous). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **108**: 213-224.
- KULAGINA, E.I., RUMJANZEVA, Z.S., PAZUKHIN, V.N. & KOTCHETOVA, N.N. 1992. *Granitsa nizhnego-srednego karbona na Yuzhnom Urale i Srednem Tian-Shane [Lower/Middle Carboniferous boundary in the South Urals and Middle Tien-Shan]*. Publishing Office "Nauka", Moscow, 112 p.
- KULAGINA, E.I., PAZUKHIN, V.N., KOCHETKOVA, N.N., SINITSYNA, Z.A. & KOCHETOVA, N.N. 2001. *The stratotype and key sections of the Bashkirian Stage (Carboniferous) in the southern Urals*. Gilem Ufa (for 2000), 139 p.
- KULAGINA, E.I., GIBSHMAN, N.B. & PAZUKHIN, N. 2003. Foraminiferal zonal standard for the Lower Carboniferous of Russia and its correlation with the conodont zonation. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **108**: 173-185.
- KULAGINA, E.I., PAZUKHIN, V.N., NIKOLAEVA, S.V., KOCHETOVA, N.N., ZAINAKEVA, G.F., GIBSHMAN, N.B. & KONOVALOVA, V.A. 2009. Serpukhovian and Bashkirian bioherm facies of the Kizil Formation in the Southern Urals. En: V.N. PUCHTOV, E.I. KULAGINA, S.V. NIKOLAEVA & N.N. KOCHETOVA (eds.), *Carboniferous Type Sections in Russia and Potential Global Stratotypes*. Design Polygraph Service Ltd., Ufa, pp 78-96.
- KULAGINA, E.I., STEPANOVA, T.I., KUCHEVA, N.A. & NIKOLAEVA, S.V. 2011. The Viséan-Serpukhovian boundary in the eastern slope of the South Urals. *Newsletters on Carboniferous Stratigraphy*, **29**: 50-56.
- KULLMANN, J., PERRET MIROUSE, M.-F. & DELVOLVÉ, J.J. 2008. Goniatites et conodontes du Viséen/Serpukhovien dans les Pyrénées centrales et occidentales, France. *Geobios*, **41**(5), 635-656.
- LALOUX, M. 1988. Foraminifères du Viséen Supérieur et du Namurien du Bassin franco-belge. *Bulletin de la Société belge de Géologie*, **96**: 205-220.
- LANE, H.R. 1967. Uppermost Mississippian and Lower Pennsylvanian conodonts from the type Morrowan region, Arkansas. *Journal of Paleontology*, **41**: 920-942.
- LANE, H.R. 1968. Symmetry in conodont element-pairs. *Journal of Paleontology*, **42**(5): 1258-1263.
- LANE, H.R. & MANGER, W.L. 1985. Toward a boundary in the middle of the Carboniferous (1975-1985): Ten years of progress. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **74**: 15-34.
- LANE, H.R. & STRAKA, J.J., II. 1974. Late Mississippian and Early Pennsylvanian conodonts, Arkansas and Oklahoma. *Geological Society of America Special Paper*, **152**: 1-144.
- LANE, H.R. & ZIEGLER, W. 1984. Proposal of *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY, 1926) as type species of the genus *Gnathodus* PANDER, 1856, (Conodonta). *Senckenbergiana Lethaea*, **65**: 257-263.
- LANE, H.R., SANDBERG, C. A., & ZIEGLER, W. 1980. Taxonomy and phylogeny of some lower Carboniferous conodonts and preliminary standard post-Siphonodella zonation. *Geologica et Palaeontologica*, **14**: 117-164.
- LANE, H.R., BAESEMANN, J.F., BRECKLE, P.L. & WEST, R.R. 1985. Arrow Canyon, Nevada – A potential mid-Carboniferous boundary stratotype. pp 429-439. En: J. L. ESCOBEDO, L. F. GRANADOS, B. MELÉNDEZ, R. PIGNATELLI, R. REY & R. H. WAGNER (eds.). *Compte Rendu Dixième Congrès International de Stratigraphie et de Géologie du Carbonifère Madrid, 1983*, Vol. 4. Instituto Geológico y Minero de España, Madrid, 528 p.
- LANE, H.R., BRECKLE, P.L., BAESEMANN, J.F., RICHARDS, B., 1999. The IUGS boundary in the middle of the Carboniferous: Arrow Canyon, Nevada, USA. *Episodes* **22**(4): 272-283.
- LEGALL, F.D., BARNES, C.R. & MCQUEEN, R.W. 1982. Thermal maturation, burial history and hotspot development, Paleozoic strata of southern Ontario-Quebec, from conodont and acritarch colour alteration studies. *Bulletin of Canadian Petroleum Geology*, **29**: 492-539.
- LEGRAND-BLAIN, M. 1973. Les Gigantoproductides (brachiopodes) du Sahara algérien. I. Gigantoproductides viséens. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle du Afrique Nord*, **64**: 79-157.
- LEGRAND-BLAIN, M. 1987. Les Gigantoproductidae (brachiopodes) namuriens du Sahara algérien. *Bulletin de la Société belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrologie*, **96**: 159-194.
- LEGRAND-BLAIN, M., CONRAD, J., COQUEL, R., LEJAL-NICOL, A., LYS, M., PONCET, J. & SEMENOFF-TIAN-CHANSKY, P. 1989. Carboniferous palaeobiogeography of North Africa. *Compte Rendu du 11ème Congrès International de Stratigraphie et Géologie du Carbonifère, Beijing 1987*, **4**: 210-230.
- LEGRAND-BLAIN, M., ARETZ, M. & ANTIF, K.F.T. 2010. Discussion of "Carboniferous stratigraphy and depositional environments in the Ahnet Mouydir area (Algerian Sahara)" by WENDT *et al.* (Facies 55(3): 443-472, DOI 10.1007/s10347-008-176y). *Facies*, **56**: 471-476.
- LEMOUQUET, Y. & PAREYN, C. 1985. North Africa-Béchar Basin. En: R.H. WAGNER, C.F. WINKLER

- PRINS & L.F. GRANADOS (eds.), *The Carboniferous of the World II: Australia, Indian Subcontinent, South Africa, South America and North Africa*. Instituto Geológico y Minero de España/Empresa Nacional Adaro de Investigaciones Mineras, S.A., Madrid, pp 306-315.
- LINDSTRÖM, M. 1955. Conodonts from the lowermost Ordovician strata of south-central Sweden. *Geologiska Föreningens i Stockholms Förhandlingar*, **76**: 517-604.
- LINDSTRÖM, M. 1964. *Conodonts*. Amsterdam, London, New York (Elsevier), 196 p.
- LINDSTRÖM, M. 1973. On the affinities of conodonts. En: F.H.T. Rhodes (ed.), *Conodont palaeozoology, Geological Society of America Special Paper*, **141**: 85-102.
- LINDSTRÖM, M. 1974. The conodont feeding apparatus as a food-gathering mechanism. *Palaeontology*, **17**: 729-744.
- LINDSTRÖM, M. & ZIEGLER, W. 1971. Feinstrukturelle Untersuchungen an Conodonten. 1. Die Überfamilie Panderodontacea. *Geologica et Palaeontologica*, **5**: 9-33.
- LYPNYAGOV, O.M. 1978. Kompleksy konodontov izvestnyakovi i nizov terrigennoi tolshch (zony C₁^a-C₁^g) Donetskogo basseina. *Geologichnii Zhurnal*, **38**(1): 139-146.
- LYS, M. 1979. Micropaléontologie (Foraminifères) des formations marines du Carbonifère saharien. En: *8^{ème} Congrès International du Stratigraphie du Carbonifère, Moscow, 1975*, 2. Moscú, pp 37-47.
- LYS, M. 1985. North Africa-Foraminifera. En: R.H. WAGNER, C.F. WINKLER PRINS & L.F. GRANADOS (eds.), *The Carboniferous of the World II: Australia, Indian Subcontinent, South Africa, South America and North Africa*, IUGS Publication No. 20, Instituto Geológico y Minero de España/Empresa Nacional Adaro de Investigaciones Mineras, S.A., Madrid, pp 354-364.
- LYS, M. 1986. *Biostratigraphie du Carbonifère et du Permien en Mésogée (Espagne, Afrique du Nord, régions égéennes, Proche Orient). Etudes micropaléontologique (Foraminifères) et paléobiogéographique*. Thèse Doctorat ès Sciences, Université de Paris-Sud, Centre d'Orsay. 239 p.
- LYS, M. & SERRE, B. 1957. Étude des conodontes du Dévonien et du Carbonifère de la région d'Adar-Tanezrouft (Sahara). *Revue de l'Institut Française du Pétrole*, **12**(10): 1035-1066.
- MAAS, M.C. 1991. Enamel structure and microwear: an experimental study of the response of enamel to shearing force. *American Journal of Physical Anthropology*, **85**: 31-49.
- MAAS, M.C. 1994. A scanning electron-microscope study of in vitro abrasion of mammalian tooth enamel under compressive loads. *Archives of Oral Biology*, **39**: 1-11.
- MAKHLINA, M.Kh. 1996. Cyclic stratigraphy, facies and fauna of the Lower Carboniferous (Dinantian) of the Moscow Syncline and Voronezh Anticline. P. STROGEN, I.D. SOMERVILLE & G.L.I. JONES (eds.), Recent advances in Lower Carboniferous geology. *Geological Society Special Publication*, **107**: 359-364.
- MAKHLINA, M.Kh., VDOVENKO, M.V., ALEKSEEV, A.S., BYSHEVA, T.V., DONAKOVA, L.M., ZHULITOVA, V.E., KONONOVA, L.I., UMNova, N.I. & SHICK, E.M. 1993. *Lower Carboniferous of the Moscow Syncline and Voronezh Anticline*. Publishing Office "Nauka", Moscow, 221 p. (En ruso).
- MALLAT, J. 1984. Feeding ecology of the earliest vertebrates. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **82**: 261-272.
- MAMET, B.L. 1974. Une zonation par Foraminifères du Carbonifère inférieur de la Téthys occidentale. En: *Comptes Rendus 7^{ème} Congrès International de Stratigraphie et Géologie du Carbonifère, Krefeld (1971)*: 391-408.
- MAMET, B.L. 1970. Carbonate microfacies of the Windsor Group (Carboniferous) Nova Scotia and New Brunswick. *Brunswick geological survey Canada, Paper 70-21*: 1-121.
- MAMET, B.L., CHUBERT, G. & HOTTINGER, G. 1966. Notes sur le Carbonifère du Jebel Ouarkiz. Étude du passage du Viséen au Namurien d'après les foraminifères. *Notes du Service Géologique du Maroc*, **27**(198): 7-21.
- MAMET, B.L., MADI, A., BOURQUE, P.A. & SEBBAR, A. 1994. Foraminifères carbonifères du Grand Erg occidental, Bassin de Béchar, Algérie. *Bulletin de la Société belge de Géologie*, **103**: 51-61.
- MAPES, R.H. & REXROAD, C.B. 1986. Conodonts from the Imo Formation (Upper Chesterian) North-central Arkansas. *Geologica et Palaeontologica*, **20**: 113-123.
- MARCH-BENLOCH, M. & SANTISTEBAN, C. 1993. Dolomitization as an eventual determining factor in the colour alteration index (CAI). *Geobios*, **26**: 745-750.
- MARKS, P. & WENSIK, H. 1970. Conodonts and the age of the "Griotte" Limestone Formation in the Upper Aragon Valley (Huesca, Spain). *Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen-Amsterdam, Proceedings, Ser. B*, **73**: 238-275.
- MASLO, A. & VACHARD, D. 1979. Inventaire critique des Eostaffellinae (foraminifères) du Carbonifère. *Revue de Micropaléontologie*, **40**: 39-69.
- MASSA, D. 1985. Libya. En: R.H. WAGNER, C.F. WINKLER PRINS & L.F. GRANADOS (eds.), *The Carboniferous of the World II: Australia, Indian Subcontinent, South Africa, South America and North Africa*. Instituto Geológico y Minero de España/ Empresa Nacional Adaro de Investigaciones Mineras, S.A., Madrid. pp 344-347.
- MATTHEWS, S.C. 1973. Notes on open nomenclature and on synonymy lists. *Palaeontology*, **16**: 713-719.
- MATTHEWS, S.C. & THOMAS, J.M. 1974. Lower Carboniferous conodont faunas from the north-east Devonshire. *Palaeontology*, **17**(2): 371-385.
- MAYR, U., UYENO, T.T. & BARNES, C.R. 1978. Subsurface stratigraphy, conodont zonation, and organic metamorphism of the Lower Paleozoic succession, Bjorne Peninsula, Ellesmere Island, District of Franklin. *Geological Survey of Canada, Paper*, **78**: 393-398.

- McELHINNY, M.W., POWELL, C.M.A. & PISAREVSKY, S.A. 2003. Paleozoic terranes of eastern Australia and drift history of Gondwana. *Tectonophysics*, **362**: 41-65.
- McGOFF, H.J. 1991. The hidrodinamics of conodonts elements. *Lethaia*, **24**: 235-247.
- MEDINA-VAREA, P., SARMIENTO, G.N., RODRÍGUEZ, S. & CÓZAR, P. 2005. Early Serpukhovian conodonts from the Guadiato Area (Córdoba, Spain). *Coloquios de Paleontología*, **55**: 21-50.
- MEISCHNER, K.D. 1970. Conodonten-Chronologie des deutschen Karbons *Compte Rendu du Sixième Congrès International de Stratigraphie et de Géologie du Carbonifère*, Sheffield 1967, **3**: 1169-1180.
- MEISCHNER, K.D. & NEMYROVSKA, T. 1999. Origin of *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY, 1926) related to goniatite zonation in Rheinisches Schiefergebirge, Germany. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, **37**: 427-442.
- MELTON, W.G.JR. 1971. The Bear Gulch fauna from central Montana. *Proceedings of the North American paleontological Convention, Chicago, September, 1969*, **1**: 1202-1207.
- MELTON, W.G.JR. 1972. The Bear Gulch fauna from central Montana. *Montana Geological Society, 21st annual field conference*, pp 65-68.
- MELTON, W.G.JR. & SCOTT, H.W. 1973. Conodont-bearing animals from the Bear Gulch Limestone, Montana. *En: F. H. T. RHODES (ed.), Conodont paleozoology. Geological Society of America Special*, **141**: 31-65.
- MÉNDEZ, C.A. 2002. Carboniferous conodonts of the Ponga and Picos de Europa units (Cantabrian Zone, North Spain). *En: S. GARCÍA-LÓPEZ, F. BASTIDA (eds.), Palaeozoic conodonts from northern Spain. Instituto Geológico y Minero de España, serie Cuadernos del Museo Geominero*, **1**: 207-227.
- MÉNDEZ, C.A. & MENÉNDEZ-ÁLVAREZ, J.R. 1981. Conodontos del Bashkirien Superior y Moscovien Inferior en una sección de la Cordillera Cantábrica (NW de España). *Trabajos de Geología, Universidad de Oviedo*, **11**: 129-134.
- MENÉNDEZ-ÁLVAREZ, J. R. 1991. Conodontos del Carbonífero Inferior y Medio de la Cordillera Cantábrica. Tesis Doctoral, Universidad de Oviedo. 283 p. Inédita.
- MENNING, M., ALEKSEEV, A.S., CHUVASOV, B.I., DAVYDOV, V.I., DEVUYST, F.X., FORKE, H.C., GRUNT, T.A., HANCE, L., HECKEL, P.H., IZOKH, N.G., JIN, Y.-G., JONES, P.J., KOTLYAR, G.V., KOZUR, H.W., NEMYROVSKA, T.I., SCHNEIDER, J.W., EANG, X.-D., WEDDIGE, K., WEYER, D. & WORK, D.M. 2006. Global time scale and regional stratigraphic reference scales of Central and West Europe, East Europe, Tethys, South China and North America as used in the Devonian-Carboniferous-Permian Correlation Chart 2003 (DCP 2003). *Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology*, **240**: 318-372.
- MERABET, N., HENRY, B., YELLES, A. & DERDER, M.M. 1990. Nouveaux pôles paléomagnétiques Carbonifère supérieur-Permien inférieur dans le craton stable saharien (Bassin d'Illizi, Algérie). *Comptes Rendus Academie des Sciences Paris*, **311**: 1499-1504.
- MERRILL, G.K. 1973. Pennsylvanian conodont paleoecology. *En: F. H. T. RHODES (ed.), Conodont paleozoology. Geological Society of America, Special Paper*, **141**: 239-274.
- MERRILL, G.K. 1980. Preliminary report on the restudy of conodonts from the Barnett Formation. Road log and stop descriptions. *En: D. H. WINDLE (ed.), Geology of the Llano Region, Central Texas, Guidebook to the Annual Field Trip of the West Geological Society, (October 19-21, 1980)*. West Texas Geological Society, Waco, 80-73. pp 103-107.
- MERRILL, G.K. 1987a. Recent developments in conodont concentration techniques-Cryogenic density separation of conodonts. *En: R. L. AUSTIN (ed.), Conodonts: Investigative techniques and applications*, Ellis Horwood Limited, Great Britain, pp.63-66
- MERRILL, G.K. 1987b. Topotypic material of *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY). *En: D. H. WINDLE (ed.), Geology of the Llano Region, central Texas, Guidebook to the Annual Field Trip of the West Geological Society, (October 19-21, 1980)*. West Texas Geological Society, Waco, Texas. pp 147-152.
- MERRILL, G.K. & GRAYSON, R.C. 1987. Stop 3B-Type Chappel. *En: GRAYSON, R. C., MERRILL, G. K. & MILLER, J. F., Early and Late Paleozoic conodont faunas of the Llano uplift region, central Texas—biostratigraphy, systematic boundary relationships, and stratigraphic importance, a guidebook, 21st Annual Meeting of the South Central Section of the Geological Society of America*. Baylor University and Geological Society of America, Waco, Texas. pp 67-72.
- MERRILL, G.K. & MERRILL, S.M. 1974. Pennsylvanian nonplatform conodonts, Ila: the dimorphic apparatus of *Idioproniodus*. *Geologica et Palaeontologica*, **8**: 119-130.
- MERRILL, G.K. & POWELL, R.J. 1980. Paleobiology of juvenile (nepionic?) conodonts from the Drum Limestone (Pennsylvanian, Missourian, Kansas City area) and its bearing on apparatus ontogeny. *Journal of Paleontology*, **54**: 1058-1074.
- MERRILL, G.K. & VON BITTER, P.H. 1976. Revision of conodont biofacies nomenclature and interpretations of environmental controls in Pennsylvanian rocks of eastern and central North America. *Royal Ontario Museum, Life Sciences Contributions*, **108**: 1-46.
- MERRILL, G.K., GRAYSON, R.C. & MOSLEY, J.K. 1987a. Restudy of the localities and conodont faunas of STAUFFER & PLUMMER, 1932. 23-45. *En: GRAYSON, R. C., MERRILL, G. K. & MILLER, J. F., Early and Late Paleozoic conodont faunas of the Llano uplift region, central Texas—biostratigraphy, systematic boundary relationships, and stratigraphic importance, a guidebook, 21st Annual Meeting of the South Central Section of the Geological Society of America*. Baylor University and Geological Society of America, Waco, Texas. pp 23-47.

- MERRILL, G.K., SWIFT, A.; RYLEY, C.C., BARNES, C.R., O'BRIEN, F.H.C., VARKER, W.J., STONE, J., SAUNDERS, R., FREDHOLM, D. & JEPSSON, L. 1987b. Recent developments in conodont concentration techniques. *En: R. L. AUSTIN (ed.), Conodonts: Investigative techniques and applications*, Ellis Horwood Limited, Great Britain. pp 54-76.
- MERRILL, G.K., VON BITTER, P.H. & GRAYSON, R.C. 1990. The generic concept in conodont palaeontology-growth, changes and developments in the last two decades. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **118**: 397-408.
- METCALFE, I. 1980. Upper Carboniferous conodont faunas of the Panching Limestone, Pakung, West Malaysia. *Palaeontology*, **23**:297-314.
- METCALFE, I. 1981. Conodont zonation and correlation of the Dinantian and early Namurian strata of the Craven Lowlands of northern England. *Report of the Institute of Geological Sciences*, **80/10**: 1-70.
- METCALFE, I. 1983a. Southeast Asia. *En: C. MARTÍNEZ-DÍAZ, R. H. WAGNER, C. F. WINKLER PRINS & L. F. GRANADOS (eds.), The Carboniferous of the World, I, China, Korea, Japan and southeast Asia. International Union of Geological Sciences, Publication*, **16**: 213-244.
- METCALFE, I. 1983b. Observations on the ornamentation and ultra-structure of some well preserved specimens of *Idiognathoides noduliferus inaequalis* HIGGINS (Pennsylvanian conodont). *Bulletin of the Geological Society of Malaysia*, **16**: 31-36.
- METCALFE, I. 2003. Colour and textural alteration of Palaeozoic and Triassic conodonts from Peninsular Malaysia: implications for tectonic evolution and hydrocarbon generation. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **245**: 261-279.
- METCALFE, I. & RILEY, N.J. 2010. Conodont Colour Alteration pattern in the Carboniferous of the Craven Basin and adjacent areas, northern England. *Proceedings of the Yorkshire Geological Society*, **58**: 1-8.
- MICHARD, A. 1976. Eléments de géologie marocaine. *Notes et Mémoire du Service Géologique du Maroc*, **252**: 408.
- MICHARD, A., YAZIDI, A., BENZIANE, F., HOLLARD, H. & WILLEFERT, S. 1982. Foreland thrusts and olistostromes on the pre-Sahara margin of the Variscan orogen, Morocco. *Geology*, **10**: 253-256.
- MICHARD, A., CAILLEUX, Y. & HOEPFFNER, CH. 1989. L'orogène mésétien du Maroc: structure, déformation hercynienne et déplacements. *Notes et Mémoire du Service Géologique du Maroc*, **335**: 331-327.
- MICHARD, A., HOEPFFNER, A., SOULAIMANI, A. & BAIDDER, L. 2008. Chapter 3, The Variscan Belt. *En: A. MICHARD, O. SADDIQI, A. CHALOUAN & D. FRIZON DE LAMOTTE (eds.), Continental Evolution: The Geology of Morocco. Structures, Stratigraphy, and Tectonics of the Africa-Atlantic-Mediterranean Triple Junction, Lectures Notes in Earth Sciences*, **116**: 65-132.
- MICHARD, A., SOULAIMANI, A., HOEPFFNER, Ch., OUA-NAIMI, H., BAIDDER, L., RJIMATI, E.C. & SADDIQI, O. 2010. The South-Western Branch of the Variscan Belt: Evidence from Morocco. *Tectonophysics*, **492**: 1-24.
- MIKULLIC, D. G., BRIGGS, D. E. G. & KLUESSENDORF, J. 1985. A Silurian soft-bodied biota. *Science*, **228**: 715-717.
- MILLS, D.A.C. & HULL, J.H. 1976. *Geology of the Country around Barnard Castle*. Memoir of the Geological Survey of Great Britain, Sheet 32 (England & Wales).
- MIZUNO, Y. 1997. Conodont faunas across the Mid-Carboniferous boundary in the Hina-Limestone, Southwest Japan. *Paleontological Research*, **1**(4):237-259.
- MORIN, P. 1970. Bibliographie analytique des Sciences de La Terre. Maroc et régions limitrophes (1965-1969). *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc*, **212**.
- MÜLLER, K.J. 1962. Supplement to systematic of conodonts. *En: R. C. Moore (ed.), Treatise on Invertebrate Paleontology, Part W, Miscellaneous*. Geological Society of America and University of Kansas Press. pp W246-W249.
- MÜLLER, K.J. 1969. Bürstenbildung bei Conodonten. *Paläontologische Zeitschrift*, **43**: 64-71.
- MÜLLER, K.J. 1981. Zoological affinities of conodonts. *En: R. A. ROBINSON (ed.), Treatise on Invertebrate Paleontology, Part W: Miscellaneous, Supplement 2: Conodonta*. Geological Society of America and University of Kansas Press, W78-W82 p.
- MÜLLER, K.J. & NOGAMI, Y. 1971. Über den Feinbau der Conodonten. *Memoirs of the Faculty of Sciences Kyoto University, Series of Geology and Mineralogy B*, **38**: 1-88.
- MÜLLER, K.J. & NOGAMI, Y. 1972. Entoeken und Bohrspuren bei den Conodontophorida. *Palaeontologische Zeitschrift*, **46**: 68-84.
- MUNSELL COLOR COMPANY. 1971. Munsell soil color chart. Baltimore, Md. Munsell color Company, Inc.
- MURDOCK, D.J.E., XI-PING DONG, REPETSKI, J.E., MARONE, F., STAMPANONI, M. & DONOGHUE, P.C.J. 2013. The origin of conodonts and of vertebrate mineralized skeletons. *Nature*, **502**: 546-549.
- MURPHY, M.A. & SALVADOR, A. 1999. International Stratigraphic Guide - An abridged version. International Subcommission on Stratigraphic Classification of IUGS International Commission on Stratigraphy. *Episodes*, **22**(4): 255-271.
- MURPHY, M.A., VALENZUELA-RÍOS, J.I. & CARLS, P.C. 2004. On Classification of Pridoli (Silurian)-Lochkovian (Devonian) Spathognathodontidae (Conodonts). *University of California, Riverside Campus Museum Contributions*, **6**: 1-25.
- MURRAY, F.N. & CHRONIC, J. 1965. Pennsylvanian conodonts and other fossils from insoluble residues of the Minturn Formation (Desmoinesian), Colorado. *Journal of Paleontology*, **39**: 594-610.
- NAMY, J. 1980. Marble Falls algal bank complex, Marble Falls, Texas. *En: D. WINDLE (ed.), Geology of the Llano region, Central Texas. Guidebook to the Annual Field trip of the West Texas Geological Society (October 19-21, 1980)*. West Texas Geological Society. Waco, Texas. 246 p.

- NANCE, R.D., GUTIÉRREZ-ALONSO, G., DUNCAN-KEPPIE, J., LINNEMANN, U., MURPHY, J.B., QUESADA, C., STRACHAN, R.A. & WOODCOCK, N.H. 2010. Evolution of the Rheic Ocean. *Gondwana Research*, **17**: 194-222.
- NEQQAZI, A., RAJI, M. & BENFRIKA, E. M. 2014. Colour Alteration Index (CAI) of Viséan conodonts from the Azrou-Khenifra Basin (Moroccan Meseta). *Bulletin de l'Institut Scientifique, Rabat, Section Sciences de la Terre*, **36**. [http://www.israbat.ac.ma/wp-content/uploads/2015/06/BIS.ST.21-14_Neqqazi%20et%20al.%20\(23.06.2015\).pdf](http://www.israbat.ac.ma/wp-content/uploads/2015/06/BIS.ST.21-14_Neqqazi%20et%20al.%20(23.06.2015).pdf)
- NEMIROVSKAYA, T.I. 1974. The stratigraphic significance of platform conodonts of upper suites of the Lower Carboniferous in the Donets Basin. *Geologicheskii Zhurnal*, **34**(5): 128-132. (En ruso).
- NEMIROVSKAYA, T.I. 1982. Conodonts near the Lower/Middle Carboniferous boundary of Donets basin. En: W.H.C. RAMSBOTTOM, B. SAUNDERS & B. OWENS (eds.), *Biostratigraphic data for a Mid-Carboniferous boundary*. IUGS Subcommission on Carboniferous Stratigraphy, Leeds, pp 15-18.
- NEMIROVSKAYA, T.I. 1983. Konodonty serpukhovskikh i nizhnebeskirskikh otlozhenij Dneprovsko-Donetskoy vpadiny (Serpukhovian and early Bashkirian conodonts of the Dnieper-Donets Depression). *Izvestiya Akademii Nauk SSSR, Seriya Geologicheskaya*, **11**: 59-69.
- NEMIROVSKAYA, T.I. 1987. Konodonty nizhnej chasti bashkirskogo yarusa Donbasa (Conodonts of the Lower Bashkirian of Donbas). *Bulletin MOIP, Otdel Geology*, **64**: 106-126.
- NEMIROVSKAYA, T.I. 1990. Samye pozdnie predstaviteli roda *Declinognathodus* (konodonty) v pograničnykh otlozheniyakh bashkirskogo i moskovskogo yarusov Donetskogo baseina [The last representative of the genus *Declinognathodus* in the Bashkirian/Moscovian boundary deposits of the Donbas Carboniferous]. *Paleontologicheskii Zbornik*, **27**: 39-43.
- NEMIROVSKAYA, T.I. & NIGMADGANOV, I. 1994. The Mid-Carboniferous conodont event. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **168**: 319-333.
- NEMIROVSKAYA, T.I., PERRET, M.-F. & MEISCHNER, D. 1994. *Lochriea zieglerei* and *Lochriea senckenbergica* – new conodont species from the latest Viséan and Serpukhovian in Europe. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **168**: 311-317.
- NEMYROVSKA, T.I. 1999. Bashkirian conodonts of the Donets Basin, Ukraine. *Scripta Geologica*, **119**: 1-93.
- NEMYROVSKA, T.I. with an appendix by SAMANKASSOU, E. 2005. Late Viséan/early Serpukhovian conodont succession from the Triollo section, Palencia (Cantabrian Mountains, Spain). *Scripta Geologica*, **129**: 13-89.
- NEMYROVSKA, T.I., PERRET-MIROUSE, M.-F. & ALEKSEEV, S.A. 1999. On Moscovian (Late Carboniferous) conodonts of the Donets Basin, Ukraine. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, **214**(1-2): 169-194.
- NEMYROVSKA, T.I., PERRET-MIROUSE, M.-F. & WEYANT, M. 2006. The early Viséan (Carboniferous) conodonts from the Saoura Valley Algeria. *Acta Geologica Polonica*, **56**(3): 361-370.
- NEMYROVSKA, T.I., WAGNER, R. H., WINKLER PRINS, C. F. & MONTAÑEZ, I. 2011. Conodont faunas across the mid-Carboniferous boundary from the Barcaliente Formation at La Lastra (Palentian Zone, Cantabrian Mountains, northwest Spain); geological setting, sedimentological characters and faunal descriptions. *Scripta Geologica*, **143**: 127-183.
- NICOLL, R.S. 1980. The multielement genus *Apatognathus* from the Late Devonian of the Canning Basin, Western Australia. *Alcheringa*, **4**: 133-152.
- NICOLL, R.S. 1981. Conodont colour alteration adjacent to a volcanic plug, Canning Basin, Western Australia. *BMR Journal of Australian Geology and Geophysics*, **6**: 265-267.
- NICOLL, R.S. & REXROAD, C.B. 1975. Stratigraphy and conodont paleontology of the Sanders Group (Mississippian) in Indiana and adjacent Kentucky. *Bulletin of the Indiana Department of Natural resources*, **51**: 1-36.
- NICOLL, R.S., METCALFE, I. & WANG, C.Y. 2002. New species of the conodont Genus *Hindeodus* and the conodont biostratigraphy of the Permian-Triassic boundary interval. *Journal of Asian Earth Science*, **20**: 609-631.
- NIGMADGANOV, I.M. & NEMIROVSKAYA, T.I. 1992. Mid-Carboniferous boundary conodonts from the Gissar Ridge, south Tianshan, middle Asia. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **154**: 253-275.
- NIKITIN, S.N. 1890. Carboniferous deposits of the Moscow region and artesian waters in the vicinity of Moscow. *Transactions Geological Committee*, **5**: 1-182 (en ruso).
- NIKOLAEVA, S.V. 2013a. Ammonoids from the Viséan-Serpukhovian boundary beds in the Verkhnyaya Kardailovka section: a progress report. *Newsletter on Carboniferous Stratigraphy*, **30**: 49-53.
- NIKOLAEVA, S.V. 2013b. New Viséan and Serpukhovian Ammonoids from the Verkhnyaya Kardailovka Section, Eastern Slope of the South Urals. *Paleontological Journal*, **47**(4): 386-399.
- NIKOLAEVA, S.V., KULAGINA, E.I., PAZUKHIN, V.N., KOCHETOVA, N.N. & KONOVALOVA, V.A. 2009. Paleontology and Microfacies of the Serpukhovian in the Verkhnyaya Kardailovka Section, South Urals, Russia: potential candidate for the GSSP for the Viséan-Serpukhovian boundary. *Newsletters on Stratigraphy*, **43**(2): 165-193.
- NORBY, R.D. 1976. *Conodont apparatuses from Chesterian (Mississippian) strata of Montana and Illinois*. Unpublished Ph.D. Thesis, University of Illinois at Urbana-Champaign.
- NORBY, R.D. & REXROAD, C.B. 1985. *Vogelgnathus*, a new Mississippian conodont genus. *Indiana Geological Survey Occasional Paper*, **50**: 1-14.
- NOWLAN, G.S. & BARNES, C.R. 1987a. Application of conodont colour alteration indices to regional and economic geology. En: R. L. AUSTIN (ed.), *Conodonts: Investigative Techniques and Applications*,

- British Micropalaeontological Society Series. Ellis Horwood, Chichester, pp 108-202.
- NOWLAN, G.S. & BARNES, C.R. 1987b. Thermal maturation of Paleozoic strata in eastern Canada from Conodont Colour Alteration Index (CAI) data with implications for burial history, tectonic evolution, hotspot tracks and mineral and hydrocarbon exploration. *Bulletin of the Geological Survey of Canada*, **367**: 1-47.
- O'DOHERTY, L., RODRÍGUEZ-CAÑERO, R., GURSKY, H.-J., MARTÍN-ALGARRA, A. & CARIDROIT, M. 2000. New data on Lower Carboniferous stratigraphy and palaeogeography of the Malaguide Complex (Betic Cordillera, Southern Spain). *Comptes Rendus-Académie des Sciences, Serie II: Sciences de la Terre et des Planètes* **331**(8): 533-541.
- ØRVIG, T. 1967. Phylogeny of tooth tissues: evolution of some calcified tissues in early vertebrates. *En: A.E.W. MILES (ed.), Structural and chemical organization of teeth*. New York and London, Academic Press, pp 45-110.
- ØRVIG, T. 1977. A survey of odontodes ('dermal teeth') from developmental, structural, functional, and phyletic points of view. *En: S.M. ANDREWS, R.S. MILES & A.D. WALKER (eds.), Problems in vertebrate evolution*. Linnean Society Symposium Series 4, pp 53-75.
- OSIPOVA, A.I. & BELSKAYA, T.N. 1965. On Venev Beds of the Southern Flank of the Moscow Basin. *Izvestiya Vysshikh Uchebnykh Zavedeny, Geologiya i Razvedka*, **11**: 33-44.
- OSIPOVA, A.I. & BELSKAYA, T.N. 1975. Upper Viséan. *En: V.S. YABLOKOV (ed.), Field excursion guidebook for the Carboniferous sections of the Moscow Basin*, Nauka, Moscú. pp 90-97.
- OUARHACHE, D. 1987. *Étude géologique dans le Paléozoïque et le Trias de la bordure NW du caucase Moyen Atlasique (S et SW de Fès, Maroc)*. Thèse 3ème cycle, Université de Toulouse, Toulouse. 130 p.
- PALAEOS. 2011. <http://palaeos.com/paleozoic/carboniferous/serpukhovian.htm#Geography>
- PANDER, H.C. 1856. *Monographie der fossilen Fische des silurischen Systems der russisch-baltischen Gouvernements*. Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, St. Petersburg. 91 p.
- PARÉYN, C., CONRAD, F., CONRAD, J. & LEMOSQUET, Y. 1971. Mise en évidence d'une instabilité orogénique au Namuroien inférieur entre les vallées du Guir et de la Zousfana. *Bulletin de la Société géologique de France, 7^e série*, **13**: 512-527.
- PEREIRA, M.F., APRAIZ, A., CHICHORRO, M., SILVA, J.B. & ARMSTRONG, R.A. 2010. Exhumation of high-pressure rocks in northern Gondwana during the early Carboniferous (Coimbra-Córdoba shear zone, SW Iberian Massif): tectonothermal analysis and U-Th-Pb SHRIMP in situ zircon geochronology. *Gondwana Research*, **17**: 440-460.
- PERRET, M.-F. 1977. Données récentes de la micropaléontologie dans l'étude du Carbonifère marin des Pyrénées. Zonation par conodontes. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **100**: 39-52.
- PERRET, M.-F. 1993. Recherches micropaléontologiques et biostratigraphiques (Conodontes-Foraminifères) dans le Carbonifère Pyrénéen. *Strata*, **21**: 1-597.
- PERRET, M.-F. & WEYANT, M. 1994. Les biozones à conodontes du Carbonifère des Pyrénées. *Geobios*, **27** (6): 659-675.
- PERRI, M.C. & SPALETTA, C. 1998. Conodont distribution at the Tournaisian/Viséan boundary in the Carnic Alps (southern Alps, Italy). *En: H. SZANIAWSKI (ed.), Proceedings of the Sixth European Conodont Symposium (ECOS VI)*. *Palaeontologica Polonica*, **58**: 225-245.
- PETERSON, K.J. 1994. The origin and early evolution of the Craniata. *En: D. R. Prothero & R. M. Schoch (eds.), Short Courses in Paleontology 7. Major Features of Vertebrate Evolution*. The Paleontological Society and the University of Tennessee, pp 14-37.
- PIETZNER, H., VAHL, J., WERNER, H. & ZIEGLER, W. 1968. Zur chemischen Zusammensetzung und Mikromorphologie der Conodonten, *Palaeontographica*, **128**: 115-152.
- PIERCE, R.W. & LANGHEIM, R.L. JR. 1970. Surface patterns on selected Mississippian conodonts. *Geological Society American Bulletin*, **81**: 3225-3236.
- PIQUÉ, A. 1979. Evolution structurale d'un segment de la chaîne hercynienne: la Meseta nord-occidentale. *Sciences Géologiques Strasbourg, Mémoire*, **56**: 1-243.
- PIQUÉ, A. 1984. Faciès sédimentaire et évolution d'un bassin: le bassin dévono-dinantien de Sidi Bettache (Maroc nord-occidentale). *Bulletin de la Société Géologique de France*, **26**: 1015-1023.
- PIQUÉ, A. 1989. Variscan terranes in Morocco. *En: D. DALLMEYER (ed.), Terranes in the circum-Atlantic Paleozoic orogens*. *Geological Society of America Special Paper*, **230**: 115-129.
- PIQUÉ, A. 1994. *Géologie du Maroc. Les domaines régionaux et leur évolution structural*. Ediciones Pumag, Marrakech. 284 p.
- PIQUÉ, A. 2001. *Geology of Northwest Africa*. Beiträge zur regionalen Geologie der Erde, vol. 29, Gebrüder Bornträger Verlag, Berlin, Stuttgart. 310 p.
- PIQUÉ, A. & KHARBOUCH, F. 1983. Distension intracontinentale et volcanisme associé. La Méséta marocaine Nord-Occidentale au Dévono-Dinantien. *Société Nationale Elf-Aquitaine, Strasbourg*, **38**(2): 156-163.
- PIQUÉ, A. & MICHARD, A. 1981. Les zones structurales du Maroc hercynien. *Sciences Géologiques, Bulletin, Strasbourg*, **34**(2): 135-146.
- PIQUÉ, A. & MICHARD, A. 1989. Moroccan Hercynides, a synopsis. The Paleozoic sedimentary and tectonic evolution at the northern margin of West Africa. *American Journal of Science*, **289**: 286-330.
- PLASENCIA, P., VALENZUELA-RÍOS, J.I. & MÁRQUEZ-ALIAGA, A. 1999. Conodontos del Triásico: aportación a las técnicas de preparación y comunicación científica. *Cidaris*, **1-16**: 20-28.
- PLINT, H.A. & VON BITTER, P.H. 1986. Windsor Group (Lower Carboniferous) conodonts biostratigraphy and paleoecology, Magdalen islands, Quebec, Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **23**: 439-453.

- POHLER, S.M.L. & BARNES, C.R. 1990. Conceptual models in conodonts paleoecology. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt*, **118**: 409-440.
- POLETAEV, I. 1981. *Lithostratigraphic Subdivisions Carbonate Sequences of Lower Carboniferous in the Donets Basin*, Geological Institute, Ukrainian Academy of Sciences, Kiev, 49 p.
- POLETAEV, I., BRAZHNIKOVA, N.E., VASILYUK, N.P. & VDOVENKO, M.V. 1991. Local zones and major Lower Carboniferous biostratigraphic boundaries of the Donets Basin (Donbass). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **130**: 47-50.
- POTY, E., DEVUYST, F.X. & HANCE, L. 2006. Upper Devonian and Mississippian foraminiferal and rugose coral zonations of Belgium and northern France: a tool for Eurasian correlations. *Geological Magazine*, **143**: 829-857.
- PRÉVÔT, L. & LUCAS, J. 1984. Synthèse de l'apatite par voie bactérienne à partir de matière organique phosphate et de divers carbonates de calcium dans des eaux douce et marine naturelles. *Chemical Geology*, **42**: 101-118.
- PRIDMORE, P.A., BARWICK, R.E. & NICOLL, R.S. 1997. Soft anatomy and the affinities of conodonts. *Lethaia*, **29** (4): 317-328.
- PURNELL, M.A. 1992. Conodonts of the Lower Border Group and equivalent strata (Lower Carboniferous) in northern Cumbria and the Scottish Borders, U.K. *Life Sciences Contributions of the Royal Ontario Museum*, **156**: 1-63.
- PURNELL, M.A. 1993. The *Kladognathus* apparatus (Conodonta, Carboniferous): homologies with ozarkodinids, and the prioniodinid bauplan. *Journal of Paleontology*, **67**(5): 875-882.
- PURNELL, M.A. 1995a. Large eyes and vision in conodonts. *Lethaia*, **28**: 187-188.
- PURNELL, M.A. 1995b. Microwear on conodont elements and macrophagy in the first vertebrates. *Nature* **374**: 798-800.
- PURNELL, M.A. 1996. Heterochrony in cavusgnathid conodonts are the "Granton Animals" paedomorphic? *Abstracts of the 42nd Annual Meeting of the Palaeontological Association University of Portsmouth*. p. 29. <http://www.le.ac.uk/gl/map2/>
- PURNELL, M.A. & DONOGHUE, P.C.J. 1997. Architecture and functional morphology of the skeletal apparatus of ozarkodinid conodonts. *Philosophical Transactions of the Royal Society, London, Series B*, **352**: 1545-1564.
- PURNELL, M.A. & DONOGHUE, P.C.J. 1998. Skeletal architecture, homologies and taphonomy of ozarkodinid conodonts. *Palaeontology*, **41**(1): 57-102.
- PURNELL, M.A. & DONOGHUE, P.C.J. 2005. Between death and data: biases in interpretation of the fossil record of conodonts. *En: M.A. PURNELL & P.C.J. DONOGHUE (eds.), Conodont biology and phylogeny: interpreting the fossil record. Special Papers in Palaeontology* **73**: 7-25.
- PURNELL, M.A. & VON BITTER, P.H. 1992. *Vogelgnathus* NORBY and REXROAD (Conodonta): New species from the Lower Carboniferous of Atlantic Canada and Northern England. *Journal of Paleontology*, **66**(2): 311-332.
- PURNELL, M.A. & VON BITTER, P.H. 2002. Natural assemblages of *Idioproniodus* (Conodonta, Vertebrata) and the first three-dimensional skeletal model of a prioniodinid conodont. *Strata, Série 1, Abstracts of the Eighth International Conodont Symposium held in Europe*, **12**. p 100.
- PURNELL, M.A., ALDRIDGE, R.J., DONOGHUE, P.C.J. & GABBOTT, S.E. 1995. Conodonts and the first vertebrates. *Endeavour*, **19**: 20-27.
- PURNELL, M.A., DONOGHUE, P.C.J. & ALDRIDGE, R.J. 2000. Orientation and anatomical notation in conodonts. *Journal of Paleontology*, **74**: 113-122.
- QI Y., NEMYROVSKA, T.I., WANG, X., CHEN, J. WANG, Z., LANE, H. R., RICHARDS, B. C. HU, K. & WANG, Q. 2014. Late-Viséan-early Serpukhovian conodont succession at the Naqing (Nashui) section in Guizhou, South China. *Geological Magazine*, **151**(2): 254-268.
- QI Y. & WANG Z. 2005. Serpukhovian conodont sequence and the Viséan-Serpukhovian boundary in south China. *Rivista italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **111**(1): 3-10.
- RAMSBOTTOM, W.H.C. 1970. Palaeogeography and goniatite distribution in the Namurian and early Westphalian. *Comptes Rendus 6ème Congrès International de Stratigraphie, Sheffield 1967*, **4**: 1395-1400.
- RAMSBOTTOM, W.H.C. 1974. Dinantian. *En: D. H. RAYNER & J. E. HEMINGWAY (eds.), The Geology and Mineral Resources of Yorkshire*, Occasional Publication of the Yorkshire Geological Society, Leeds. pp 47-73.
- RAMSBOTTOM, W.H.C. 1977. Major cycles of transgression and regression (mesothems) in the Namurian. *Proceedings of the Yorkshire Geological Society*, **41**: 261-291.
- RAMSBOTTOM, W.H.C., CALVER, M.A., EAGAR, R.M. C., HODSON, F., HOLLIDAY, D.W., STUBBLEFIELD, C.J. & WILSON, R.R. 1978. A correlation of Silesian rocks in the British Isles. *Special Report of the Geological Society of London*, **10**: 1-82.
- REGUANT, S. & ORTIZ, R. 2001. Guía Estratigráfica Internacional-Versión Abreviada. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, **14** (3-4): 271-292.
- REIF, W.E. 2002. Evolution of the dermal skeleton of vertebrates: Concepts and Methods. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **223**(1): 53-48.
- REIF, W.E. 2006. Conodonts, odontodes, stem-groups, and the ancestry of enamel genes. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **241**(3): 405-439.
- REINSBERGER, J.M. 1978. Scanning electron microscopy of wear and occlusal events in some small herbivores. *En: P.M. BUTLER & K.A. JOYSEY (eds.) Development, function and evolution of teeth*. Academic Press, New York. 523 p.
- REITLINGER, E.A. & MEL'NIKOVA. 1977. On the characteristics of the Serpukhovian Fusulinidae. *Voprosy Mikropaleontologii*, **20**: 68-70.
- REITLINGER, E.A., VDOVENKO, M.V., GUBAREVA, V.S. & SHCHERBAKOV, O.A. 1996. European part of the USSR: Lower Carboniferous, EINOR, O.L., coord. *En:*

- R.H. WAGNER, C.F. WINKLER PRINS & L.F. GRANADOS (eds.), *The Carboniferous of the World III, The Former USSR, Mongolia, Middle Eastern Platform, Afghanistan and Iran*, IUGS Publication, No. 33, Instituto Geológico y Minero de España/Nationaal Natuurhistorisch Museum, Madrid. pp 23-54.
- REJEBIAN, V.A. 1984. *Experimental conodont color alteration in dry-open air and aqueous-pressured systems*. A. B. thesis. Princeton University, Princeton, New Jersey. 61 p.
- REJEBIAN, V.A., HARRIS, A.G. & HUEBNER, J.S. 1987. Conodont color and textural alteration: An index to regional metamorphism, contact metamorphism, and hydrothermal alteration. *Geological Society of America Bulletin*, **99**: 471-479.
- REXROAD, C.B. 1957. Conodonts from the Chester Series in the type area of southwestern Illinois. *Illinois State Geological Survey, Report of Investigations* **199**:1-43.
- REXROAD, C.B. 1958. Conodonts from the Glen Dean Formation (Chester) of the Illinois Basin. *Illinois State Geological Survey Report of Investigations*, **209**: 1-27.
- REXROAD, C.B. 1981. Conodonts from the Vienna Limestone Member of the Branchville Formation (Chesterian) in southern Indiana. *Indiana Geological Survey, Occasional Paper*, **34**: 1-16.
- REXROAD, C.B. 1993. Conodonts from the Coal Balls in the Springfield Coal Member of the Petersburg Formation (Desmoinesian, Pennsylvanian) in southern Indiana. *Proceedings of the Indiana Academy of Science*, **102**: 83-91.
- REXROAD, C.B. & BURTON, R.C. 1961. Conodonts from the Kinkaid Formation (Chester) in Illinois. *Journal of Paleontology*, **35** (6): 1143-1158.
- REXROAD, C.B. & BURTON, R.C. 1963. Conodonts from the St. Louis Formation (Valmeyeran Series) of Illinois, Indiana and Missouri. *Illinois State Geological Survey, Circular*, **355**: 1-28.
- REXROAD, C.B. & FURNISH, W.M. 1964. Conodonts from the Pella Formation (Mississippian), South-central Iowa. *Journal of Paleontology*, **38** (4): 667-676.
- REXROAD, C.B. & HOROWITZ, A.S. 1990. Conodont paleoecology and multielemental associations of the Beaver Bend Limestone (Chesterian) in Indiana. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **118**: 493-537.
- REXROAD, C.B. & MERRILL, G.K. 1985. Conodont biostratigraphy and paleoecology of Middle Carboniferous rocks in Southern Illinois. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **73**: 35-64.
- REXROAD, C.B. & MERRILL, G.K. 1996. Conodonts from the Reelsville Limestone (Chesterian, Lower Carboniferous) in Indiana and adjacent Kentucky, U.S.A. *Geologica et Palaeontologica*, **30**: 225-238.
- REXROAD, C.B. & NICOLL, R.S. 1964. A Silurian conodont with tetanus?. *Journal of Paleontology*, **38**: 771-773.
- REXROAD, C.B. & THOMPSON, T.L. 1979. A spathognathodont lineage of Mississippian conodonts. *Lethaia*, **12**: 235-243.
- REXROAD, C.B. & VARKER, W.J. 1992. The new Mississippian conodont genus *Syncladognathus*. *Journal of Paleontology*, **66**(1): 165-170.
- RICHARDS, B.C. 2005. The Viséan-Serpukhovian boundary: a summary of progress made on research goals established at the XV-ICCP Carboniferous Workshop in Utrecht. *Newsletter on Carboniferous Stratigraphy*, **23**: 7-8.
- RICHARDS, B.C. 2011. Annual report for November 1st, 2009 to October 31st, 2010. *Newsletter on Carboniferous Stratigraphy*, **29**: 6-12.
- RICHARDS, B.C. 2013a. Report from the Business Meeting of Subcommission on Carboniferous Stratigraphy at the 34th IGC in Brisbane, Australia. *Newsletter on Carboniferous Stratigraphy*, **30**: 7-13.
- RICHARDS, B.C. 2013b. Annual Report for November 1st, 2010 to October 31st, 2011. *Newsletter on Carboniferous Stratigraphy*, **30**: 13-31.
- RICHARDS, B.C. & TASK GROUP. 2013. Report of the Task Group to establish a GSSP close to the existing Viséan-Serpukhovian boundary. *Newsletter on Carboniferous Stratigraphy*, **30**: 35-38.
- RILEY, N.J., VARKER, W.J., OWENS, B., HIGGINS, A.C. & RAMSBOTTOM, W.H. 1987. Stonehead Beck, Cowlings, North Yorkshire, England: a British proposal for the Mid-Carboniferous Stratotype. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **98**: 159-177.
- RILEY, N.J., CLAOUÉ-LONG, J.C., HIGGINS, A.C., OWENS, B., SPEARS, A., TAYLOR, L. & VARKER, W.J. 1994. Geochronometry and geochemistry of the European mid-Carboniferous boundary global stratotype proposal, Stonehead Beck, North Yorkshire, UK. *Annales de la Société Géologique de Belgique*, **116**: 275-289.
- RHODES, F.H.T. 1952. A classification of Pennsylvanian conodont assemblages. *Journal of Paleontology*, **26**: 886-901.
- RHODES, F.H.T. 1954. The zoological affinities of the conodonts. *Biological Reviews, Cambridge Philosophical Society*, **29**: 419-452.
- RHODES, F.H.T., AUSTIN, R.L. & DRUCE, E.C. 1969. British Avonian (carboniferous) conodont faunas, and their value in local and intercontinental correlation. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology*, **5**: 1-313.
- RHODES, F.H.T. & MÜLLER, K.J. 1956. The conodont genus *Prioniodus* and related forms. *Journal of Paleontology*, **30**: 695-699.
- ROBINSON, R.A. (ed.). 1981. *Treatise on Invertebrate Paleontology, part W, Miscellanea, supplement 2, Conodonta*. Geological Society of America and University of Kansas, Lawrence. 202 p.
- RODDAZ, M., BRUSSET, S., SOULA, J.-C., BÉZIAT, D., BEN ABBOU, M., DEBAT, P., DRIOUCH, Y., CHRISTOPHOUL, F., NTARMOUCHANT, A. & DÉRAMOND, J. 2002. Foreland basin magmatism in the Western Moroccan Meseta and geodynamic inferences. *Tectonics*, **21**(5), 10-43.doi:10.1029/2001TC901029.
- RODRÍGUEZ, S., SOMERVILLE, I., SAID, I. & CÓZAR, P. 2012. Late Viséan coral fringing reef at Tiouinine (Morocco): implications for the role of rugose corals as building organisms in the Mississippian. *Geological Journal*, **47**: 462-476.

- RODRÍGUEZ, S., SOMERVILLE, I., SAID, I. & CÓZAR, P. 2013a. An upper Viséan (Asbian-Brigantian) and Serpukhovian coral succession at Djebel Ouarkiz (northern Tindouf Basin, southern Morocco). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **119**: 3-18.
- RODRÍGUEZ, S., SOMERVILLE, I., SAID, I. & CÓZAR, P. 2013b. Mississippian-like rugose corals from a Bashkirian biostrome in the Tindouf basin, S. Morocco). *Spanish Journal of Palaeontology*, **28**: 253-282.
- RODRÍGUEZ-CAÑERO, R. & GUERRA MERCHÁN, A. 1996. Nuevos datos sobre la fauna de conodontos y la edad de la Formación Falcoña (Complejo Maláguide, Cordillera Bética, España). *Revista Española de Paleontología*, **11**: 235-246.
- ROHON, J.V. & ZITTEL, K.A.V. 1886. Über Conodonten. Sitzungsbericht königlich bayerische Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Physikalische Classe, **1886**: 108-136.
- ROUNDY, P.V. 1926. The micro-fauna. En: P. V. ROUNDY, G. H. Girty, & M. L. GOLDMAN Mississippian formations of San Saba County, Texas. *Professional Paper of the United States Geological Survey*, **146**: 1-23.
- ROMER, A.S. 1970. *The Vertebrate body*. Saunders, Philadelphia. 601 p.
- RÜCKLIN, M., DONOGHUE, P. C.J., JOHANSON, Z., TRINAJSTIC, K., MARONE, F., & STAMPANONI, M. 2012. Development of teeth and jaws in the earliest jawed vertebrates. *Nature*, **491**: 748-751.
- SAID, I. 2005. *Estudio de los corales rugosos con disepimentos del Mississipiense del NE de la meseta marroquí (sectores de Adarouch y Agourai)*. Tesis Doctoral, Universidad Complutense de Madrid, Madrid, 240 p. Inédita.
- SAID, I., RODRÍGUEZ, S., BERKHLI, M., CÓZAR, P. & GÓMEZ-HERGUEDAS, A. 2010. Environmental parameters of a coral assemblage from the Akerchi Formation (Carboniferous), Adarouch Area, central Morocco. *Journal of Iberian Geology*, **36**(1): 7-19.
- SAID, I., RODRÍGUEZ, S., SOMERVILLE, I. & CÓZAR, P. 2011. Environmental study of coral assemblages from the upper Viséan Tizra Formation (Adarouch area, Morocco): implications for Western Palaeotethys biogeography. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, **260**/1: 101-118.
- SAID, I., SOMERVILLE, I., RODRÍGUEZ, S. & CÓZAR, P. 2013. Mississippian coral assemblages from the Khenifra area, Central Morocco: biostratigraphy, biofacies, palaeoecology and palaeobiogeography. *Gondwana Research*, **23**: 367-379.
- SALVADOR, A. (ed). 1994. *International Stratigraphic Guide. A Guide to Stratigraphic Classification, Terminology and Procedure*. International Subcommission on Stratigraphic Classification of IUGS International Commission on Stratigraphy. The International Union of Geological Sciences, Trondheim (Noruega) and The Geological Society of America, Inc. Colorado (E.E.U.U), 223 p.
- SANDBERG, C.A. & GUTSCHICK, R.C. 1984. Distribution, microfauna, and source-rock potential of Mississippian Delle Phosphatic Member of Woodman Formation and equivalents, Utah and adjacent states. En: J. WOODWARD, F.F. MEISSNER & J.L. CLAYTON (eds.), *Hydrocarbon source rocks of the greater Rocky Mountain region*. Denver, Rocky Mountain Association of Geologists. pp 135-178.
- SANDBERG, C.A., ZIEGLER, W., LEUTERITZ, K. & BRILL, S.M. 1978. Phylogeny, speciation and zonation of *Siphonodella* (Conodonta, Upper Devonian and Lower Carboniferous). *Newsletters on Stratigraphy*, **7**(2): 102-120.
- SANSOM, I.J. 1996. *Pseudooneotodus*: a histological study of an Ordovician to Devonian vertebrate lineage. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **118**: 47-57.
- SANSOM, I.J., SMITH, M.P., ARMSTRONG, H.A. & SMITH, M.M. 1992. Presence of the earliest vertebrate hard tissues in conodonts. *Science*, **256**: 1308-1311.
- SANSOM, I.J., SMITH, M.P. & SMITH, M.M. 1994. Dentine in conodonts. *Nature*, **368**: 591.
- SANSOM, I.J., GABBOTT, S.E. & PURNELL, M.A. 2010. Non-random decay of chordate characters causes bias in fossil interpretation. *Nature*, **463**: 798-800.
- SANZ-LÓPEZ, J. & BLANCO-FERRERA, S. 2012a. Lower Bashkirian conodonts from the Iraty Formation in the Alduides-Quinto Real Massif (Pyrenees, Spain). *Geobios*, **45**: 397-411.
- SANZ-LÓPEZ, J. & BLANCO-FERRERA, S. 2012b. Overgrowths of large authigenic apatite crystals on the surface of conodonts from Cantabrian limestones (Spain). *Facies*, **58**: 707-726.
- SANZ-LÓPEZ, J. & BLANCO-FERRERA, S. 2013. Early evolution of *Declinognathodus* close to the Mid-Carboniferous boundary interval in the Barcaliente type section (Spain). *Palaeontology*, **56**(5): 927-946.
- SANZ-LÓPEZ, J., BLANCO-FERRERA, S. & GARCÍA-LÓPEZ, S. 2004. Taxonomy and evolutionary significance of some *Gnathodus* species (conodonts) from the Mississippian of the northern Iberian Peninsula. *Revista Española de Micropaleontología*, **36**: 215-230.
- SANZ-LÓPEZ, J., BLANCO-FERRERA, S., SÁNCHEZ DE POSADA, L.C. & GARCÍA LÓPEZ, S. 2006. The mid-Carboniferous boundary in northern Spain: difficulties for correlation of the global stratotype section and point. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **112**: 3-22.
- SANZ-LÓPEZ, J., BLANCO-FERRERA, S., SÁNCHEZ DE POSADA, L.C. & GARCÍA LÓPEZ, S. 2007. Serpukhovian conodonts from northern Spain and their biostratigraphic application. *Palaeontology*, **50**: 883-904.
- SARMIENTO, G.N. 1993. *Conodontos ordovícicos de Sierra Morena (Macizo Hespérico meridional)*. Facultad de Ciencias Geológicas, Universidad Complutense de Madrid. Tesis Doctoral. 600 p. (Inédito).
- SARMIENTO, G.N. & GARCÍA-LÓPEZ, S. 1996. El método del Índice de Alteración del Color (CAI) de los conodontos: limitaciones y posibilidades. Ejemplos de su aplicación en el Hercínico Ibérico. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, **9**(1-2): 112-123.
- SCATTERDAY, J.W. 1963. Stratigraphy and conodont

- fauna of the Maxville Group (Middle and Upper Mississippian) of Ohio. Unpublished Ph.D. dissertation. The Ohio State University, Columbus. 169 p.
- SCHENK, P.E. 1997. Sequence stratigraphy and provenance on Gondwana's margin: the Meguma zone (Cambrian to Devonian) of Nova Scotia, Canada. *Geological Society of America Bulletin*, **109**: 395-409.
- SCHMIDT, H. 1934. Conodonten-funde in ursprünglichem zusammenhang. *Paläontologische Zeitschrift*, **16**: 76-85.
- SCHOPE, T.J.M. 1966. Conodonts of the Trenton Group (Ordovician) in New York, southern Ontario, and Quebec. *New York State Museum Science Service Bulletin*, **405**: 1-105.
- SCOTESSE, C. R. PALEOMAP website.
<http://www.scotese.com/newpage4.htm>
<http://www.scotese.com/late.htm>
- SCOTT, H.W. 1934. The zoological relationships of the conodont. *Journal of Paleontology*, **8**: 448-445.
- SCOTT, H.W. 1942. Conodont assemblages from the Heath Formation, Montana. *Journal of Paleontology*, **16**: 293-300.
- SCOTT, H.W. 1969. Discoveries bearing on the nature of the conodont animal. *Micropaleontology*, **15**: 420-426.
- SCOTT, A.J. & COLLINSON, C. 1961. Conodont faunas from the Louisiana and McCraney Formations of Illinois, Iowa and Missouri. En: J.W. Koenig, J.A. Martin & C.W. Collinson (eds.), Northeastern Missouri and west central Illinois, Kansas Geological Society, Guidebook, 26th Annual Field Conference. *Missouri Geological Survey and Water Resources Investigations Report*, **27**: 110-141.
- SEBBAR, A. 2000. *Dynamique des microfossiles (foraminifères benthiques et algues calcaires) en relation avec leurs microfacies carbonifères dans le Sahara nord-ouest algérien (basins de Béchar, Regganne et Tindouf)*. Tesis Doctorat Inédit, Algiers, 01/2000, 370 p.
- SEBBAR, A., PRÉAT, A. & MAMET, B.L. 2000. Microfaciès et biozonation de la rampe mixte carbonifère du bassin de Tindouf, Algérie. *Bulletin du Centre de Recherches Elf Exploration et Production*, **22**: 203-239.
- SEDDON, G. 1970. Frasnian conodonts from the Sadler Ridge-Bugle Gap area, Canning Basin, Western Australia. *Journal of the Geological Society of Australia*, **16**: 723-753.
- SEDDON, G. & SWEET, W.C. 1971. An ecologic model for conodonts. *Journal of Paleontology*, **45**: 869-880.
- SEMENOFF-TIAN-CHANSKY, P. 1985. Corals. En: R. H. WAGNER, C. F. WINKLER PRINS & L. F. GRANADOS (eds.), *The Carboniferous of the World II: Australia, Indian subcontinent, South Africa, South America and North Africa*, IUGS Publication N° 20. Instituto Geológico y Minero de España/Empresa Nacional Adaro de Investigaciones Mineras, S. A., Madrid, 374-381 pp.
- SEMICHATOVA, S.V., EINOR, O. L., KIREEVA, G.D., GUBAREVA, V.S., GROZDILOVA, L.P., DEGTAREV, D.D., LEBEDEVA, N.S. & SINITZINA, Z.A. 1979a. The Bashkirian stage in its type area of the Urals. En: R.H. WAGNER, A.C. HIGGINS & S.V. MEYEN (eds.), *The Carboniferous of the U.S.S.R.*, Yorkshire Geological Society Occasional Publication No.4, Leeds. pp 83-98.
- SEMICHATOVA, S.V., EINOR, O. L., KIREEVA, G.D., VASSILYUK, N.P., GUBAREVA, V.S., POTIEVSKAYA, P.D. 1979b. The Bashkirian stage as a Global stratigraphic unit. En: R.H. WAGNER, A.C. HIGGINS & S.V. MEYEN (eds.), *The Carboniferous of the U.S.S.R.*, Yorkshire Geological Society Occasional Publication No.4, Leeds. pp 99-116.
- SEVASTOPULO, G.D. & BARHAM, M. 2014. Correlation of the base of the Serpukhovian Stage (Mississippian) in NW Europe. *Geological Magazine*, **151**: 244-253.
- SIMANCAS, J.F., TAHIRI, A., AZOR, A., LODEIRO, F.G., MARTÍNEZ POYATOS, D.J. & EL HADI, H. 2005. The tectonic frame of the Variscan-Alleghanian orogen in Southern Europe and Northern Africa. *Tectonophysics*, **398**: 181-198.
- SIMANCAS, J.F., AZOR, A., MARTÍNEZ-POYATOS, D., TAHIRI, A., EL HADI, H., GONZÁLEZ-LODEIRO, F., PÉREZ-ESTAÚN, A. & CARBONELL, R. 2009. Tectonic relationship of Southwest Iberia with the allochthons of Northwest Iberia and the Moroccan Variscides. *Comptes Rendus Geoscience*, **341**: 103-113.
- SKOMPSKI, S. 1996. Stratigraphic position and facies significance of the limestone bands in the subsurface Carboniferous succession of the Lublin Upland. *Acta Geologica Polonica*, **46**(3-4):171-268.
- SKOMPSKI, S., ALEKSEEV, A., MEISCHNER, D., NEMIROVSKAYA, T., PERRET, M.F. & VARKER, W.J. 1995. Conodont distribution across the Visean/Namurian boundary. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **188**: 177-209.
- SKOMPSKI, S. & SOBOŃ-PODGÓRSKA, J. 1980. Foraminifers and conodonts in the Viséan deposits of the Lublin Upland. *Acta Geologica Polonica*, **30**(1): 87-96.
- SMITH, M.P., BRIGGS, D.E.G. & ALDRIDGE, R.J. 1987. A conodont animal from the lower Silurian of Wisconsin, USA, and the apparatus architecture of panderoodontid conodonts. En: R.J. ALDRIDGE (ed), *Palaeobiology of conodonts*. Ellis Horwood Limited. Chichester. pp 91-104.
- SMITH M.M. 2003. Vertebrate dentitions at the origin of jaws: when and how pattern evolved. *Evolution and Development*, **5**(4): 394-413.
- SMITH M.M. & COATES, M.I. 1998. Evolutionary origins of the vertebrate dentition: phylogenetic patterns and developmental evolution. *European Journal of Oral Sciences*, **106**(1): 482-500.
- SMITH M.M. & COATES, M.I. 2000. Evolutionary origins of teeth and jaws: developmental models and phylogenetic patterns. En: M.F. TEAFORD, M. M. SMITH & M.W.J. FERGUSON (eds.), *Development, Function and Evolution of Teeth*. Cambridge: Cambridge University Press. pp 133-151.

- SMITH M.M. & COATES, M.I. 2001. The evolution of vertebrate dentitions: phylogenetic pattern and developmental models (palaeontology, phylogeny, genetics and development). En: P.E. AHLBERG (ed.) *Major events in early vertebrate evolution*. London and New York: Taylor and Francis. pp 223-240.
- SMITH M.M., SANSOM, I.J. & SMITH, M.P. 1996. 'Teeth' before armour: the earliest vertebrate mineralized tissues. En: S. TURNER & A. BLIECK (eds.). *Gross Symposium, Volume 1: Modern Geology, Special Issue*, **20**(3-4): 303-319.
- SOBOLEV, N.N. & NAKREM, H.A. 1996. Middle Carboniferous-Lower Permian conodonts of Novaya Zemlya. *Norsk Polarinstitutt Skrifter*, **199**: 1-129.
- SOMERVILLE, H.E.A. 1999. Conodont biostratigraphy and biofacies of upper Viséan rocks in parts of Ireland. Unpublished Ph.D. thesis, University College Dublin (National University of Ireland), Volumes 1 & 2, 290 & 228 pp.
- SOMERVILLE, H.E.A. & SOMERVILLE, I.D. 1999. Late Viséan conodont biostratigraphy and biofacies in the Kingscourt area, Ireland. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, **37**(2-3): 443-464.
- SOMERVILLE, I.D. & CÓZAR, P. 2005. Late Asbian to Brigantian (Mississippian) foraminifera from south-east Ireland: Comparison with Northern England assemblages. *Journal of Micropalaeontology*: **24**: 131-142.
- SOMERVILLE, I.D., CÓZAR, P., SAID, I., VACHARD, D., MEDINA-VAREA, P. & RODRÍGUEZ, S. 2013. Palaeobiogeographic constraints on the distribution of foraminifers and rugose corals in the Carboniferous Tindouf Basin, S Morocco. *Journal of Palaeogeography*, **2**: 1-18.
- SOO-IN-PARK. 1983. Zonenfolge, phylogenie und Taxonomie karbonischer Conodonten zwischen Tournai und Westfal (Westeuropa). Inaugural-Dissertation zur Erlangung der Würde eines Doktors der naturwissenschaften, Universität Marburg, I-II. 188 p.
- SOUGY, J. 1962. West African fold belt. *Geological Society of America Bulletin*, **73**: 871-876.
- SOUGY, J. 1969. Grandes lignes structurales de la chaîne des Mauritanides et de son avant-pays (socle précambrien et sa couverture infracambrienne et paléozoïque), Afrique de l'Ouest. *Bulletin de la Société géologique de France*, **11**: 133-149.
- STACH, E., MACKOWSKY, M. T., TEICHMÜLLER, M., TEICHMÜLLER, R. TAYLOR, G. H. & CHANDRA, D. 1982. *Textbook of Coal Petrology*, 3^o ed., Bornträger, Berlin, 535 p.
- STAUFFER, C.R. & PLUMMER, H.J. 1932. Texas Pennsylvanian conodonts and their stratigraphic relations. *Bulletin of the University of Texas*, **3201**: 13-50.
- STEPHENSON, M. H., ANGIOLINI, L., CÓZAR, P., JADOUL, F., LENG, M. J., MILLWARD, D. & CHENERY, S. 2010. Northern England Serpukhovian (early Namurian) farfield responses to southern hemisphere glaciation. *Journal of the Geological Society*, **167**: 1171-1184.
- STONE, J.J. 1987. Review of investigative techniques used in the study of conodonts. En: R. L. AUSTIN (ed.), *Conodonts: Investigative techniques and applications*, Ellis Horwood Limited, Great Britain. pp 17-34.
- STONE, J.J. 1991. Arundian (Lower Carboniferous) conodonts from South Wales. *Special Papers in Paleontology*. The Paleontological Association, London, **46**: 1-63.
- STONE, J.J. & GERAGHTY, D.A. 1994. A predictive template for the apparatus architecture of the Carboniferous conodonts *Idioproniodus*. *Lethaia*, **27**: 139-142.
- STRAKA, J.J. & LANE, H.R. 1970. Evolution of some Lower Pennsylvanian conodont species. *Lethaia*, **3**: 41-49.
- SUESS, E. 1979. Phosphate regeneration from sediments of the Peru continental margin by dissolution of fish debris. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **45**: 577-588.
- SWEET, W.C. 1970. Uppermost Permian and Lower Triassic of the Salt Range and Trans-Indus ranges. En: B. KUMMEL & C. TEICHERT (eds.), *Stratigraphic Boundary problems: Permian and Triassic of West Pakistan*, University of Kansas, Department of Geology, *Special Publication*, **4**: 207-275.
- SWEET, W.C. 1988. The Conodonts: morphology, taxonomy, paleoecology and evolutionary history of a long extinct animal phylum. *Oxford Monographs on Geology and Geophysics*, **10**: 1-212. Clarendon Press. Oxford.
- SWEET, W.C. & BERGSTRÖM, S.M. 1972. Multielement taxonomy and Ordovician conodonts. *Geologica et Palaeontologica SB* **1**: 29-42.
- SWEET, W.C. & BERGSTRÖM, S.M. 1974. Provincialism exhibited by Ordovician conodont faunas. *Society for Economic Paleontology and Mineralogy Special Publication*, **21**: 189-202.
- SWEET, W.C. & CLARK, D.L. 1981. Family Anchignathodontidae CLARK, 1972. En: R.A. ROBINSON (ed.), *Treatise on invertebrate paleontology, part W, Supplement 2, Conodonts*. Geological Society of America and University of Kansas Press, pp W166-W169.
- SWEET, W.C. & SCHÖNLAUB, H.P. 1975. Conodonts of the genus *Oulodus* BRANSON & MEHL, 1933. *Geologica et Palaeontologica*, **9**: 41-59.
- SZANIAWSKI, H. 1982. Chaetognath grasping spines recognized among Cambrian protoconodonts. *Journal of Paleontology*, **56**: 806-810.
- SZANIAWSKI, H. 1983. Structure of protoconodont elements. *Fossils and Strata*, **15**: 21-27.
- SZANIAWSKI, H. 1987. Preliminary structural comparisons of protoconodont, paraconodonts, and euconodont elements. En: R. J. ALDRIDGE (ed.), *Palaeobiology of conodonts*. Ellis Horwood Limited. Chichester. pp 35-47.
- SZANIAWSKI, H. & BENGTON, S. 1993. Origin of euconodont elements. *Journal of Paleontology*, **67**: 640-654.
- TAHIRI, A., MONTERO, P., EL HADI, H., MARTÍNEZ POYATOS, D., AZOR, A., BEA, F., SIMANCAS, J.F. & GONZÁLEZ LODEIRO, F. 2010. Geochronological data on the Rabat-Tiflet granitoids: their bearing on the tectonics of the Moroccan Variscides. *Journal of African Earth Sciences*, **57**: 1-13.

- TEAFORD, M. F. 1988. Scanning electron microscope diagnosis of wear patterns versus artifacts on fossil teeth. *Scanning Microscopy*, **2**: 1167-1175.
- TERMIER, H. 1936. Etudes géologiques sur le Maroc central et le Moyen atlas septentrional. *Notes et Mémoires Service des Mines et de la carte Géologique du Maroc*, **33**: 1-156.
- THOMPSON, T.L. 1979. A gnathodont lineage of Mississippian conodonts. *Lethaia*, **12**: 227-234.
- THOMPSON, T.L. & FELLOWS, L.D. 1970. Stratigraphy and conodont biostratigraphy of the Kinderhookian and Osagean (Lower Mississippian) rocks of southwestern Missouri and adjacent areas. *Report of Investigations of the Missouri Geological survey and Water Resources*, **45**: 1-263.
- TORSVIK, T.H. & COCKS, R.M. 2004. Earth geography from 400 to 250 Ma: a palaeomagnetic, faunal and facies review. *Journal of the Geological Society London*, **161**: 555-572.
- TOWE, K.M. 1980. Preserved organic ultrastructure: an unreliable indicator for Paleozoic amino acid biogeochemistry. En: P.E. HARE, T.C. HOERING & K. KING JR. (eds.), *Biogeochemistry of amino acids*, John Wiley, pp 65-74.
- TROTTER, J.A. & EGGINS, S.M. 2006. Chemical systematic of conodont apatite determined by laser ablation ICPMS. *Chemical Geology*, **233**: 196-216.
- TROTTER, J.A., GERALD, J.D.F. KOKKONEN, H. & BARNES, C.R. 2007. New insights into the ultrastructure, permeability, and integrity of conodont apatite determined by transmission electron microscopy. *Lethaia*, **40**(2): 97-110.
- TURNER, S., BURROW, C.J., SCHULTZE, H.-P., BLIECK, A., REIF, W.-E., REXROAD, C.B., BULTYNCK, P. & NOWLAN, G. S. 2010. False teeth: conodont-vertebrate phylogenetic relationships revisited. *Geodiversitas*, **32**(4): 545-594.
- UNRUG, R. 1997. Rodinia to Gondwana: the geodynamic map of Gondwana supercontinent assembly. *Geological Society of America*, **7**: 1-6.
- VACHARD, D. & MASLO, A. 1996. Précisions biostratigraphiques et micropaléontologiques sur le Bashkirien d'Ukraine (Carbonifère Moyen). *Revue de Paléobiologie* **15**: 357-383.
- VAN DEN BOOGAARD, M. 1992. The recurrence of *Vogelgnathus campbelli*-dominated conodont faunas in the Viséan and early Namurian of the Cantabrian Mts (Spain): a reflection of sea-level fluctuations?. *Scripta Geologica*, **99**: 1-33.
- VAN GINKEL, A.C. 2010. Systematics of the Eostaffellidae (late Paleozoic foraminifera). *Cushman Foundation for Foraminiferal Research, Special Publication No. 42*: 1-130.
- VARKER, W.J. 1967. Conodonts of the genus *Apatognathus* BRANSON & MEHL from the Yoredale Series of the North of England. *Palaeontology*, **10**: 124-141.
- VARKER, W.J. 1968. Conodont distribution in Yoredale Limestones (D2-E1) of the North of England. *Transactions of the Leeds Geological Association*, **7**: 275-290.
- VARKER, W.J. 1987. Recent developments in onodont concentration techniques- Electromagnetic separation of conodonts from residues. En: R. L. AUSTIN (ed.), *Conodonts: Investigative techniques and applications*, Ellis Horwood Limited, Great Britain, pp. 67-69.
- VARKER, W.J. 1994. Multielement conodont faunas from the proposed Mid-Carboniferous boundary stratotype locality at Stonehead Beck, Cowling, North Yorkshire, England. *Annales de la Société géologique de Belgique*, **116**(2): 301-321.
- VARKER, W.J. & AUSTIN, R.L. 1974. The significance of *Adetognathus unicornis* (REXROAD & BURTON) in the Mirk Fell beds (E2a) of the North of England. *Journal of Earth Sciences Leeds*, **8**: 399-408.
- VARKER, W.J. & SEVASTOPULO, G.D. 1985. Conodonts of the Dinantian Subsystem from Great Britain and Ireland, pt. 1 of The Carboniferous System. En: A.C. HIGGINS & R.L. AUSTIN (eds.), *A stratigraphical index of conodonts*. The British Micropalaeontological Society. Ellis Horwood Limited. Chichester. pp 167-209.
- VDOVENKO, M.V. 2001. Atlas of foraminifera from the Upper Viséan and Lower Serpukhovian (Lower Carboniferous) of the Donets Basin (Ukraine). *Abhandlungen und Berichte für Naturkunde*, **23**: 93-178.
- VDOVENKO, M.V., AISENBERG, D.Y., NEMIROVSKAYA, T.I. & POLETAEV, V.I. 1990. An overview of Lower Carboniferous biozones of the Russian Platform. *Journal of Foraminiferal Research*, **20**: 184-194.
- VERSET, Y. 1983. Géotransverse du Maroc hercynien (Zone nord), stratigraphie et aperçus tectoniques. Journées 4 et 6 de l'excursion B1. Livret guide de l'excursion B1. *Programme International de Corrélation Géologique, Rabat*, **27**: 88-150.
- VERSET, Y. 1988. Carte géologique du Maroc au 1/100 000 feuille Qasbat Tadla. *Mémoire explicatif. Notes et Mémoires Service Géologique Maroc*, **340 bis**: 1-131.
- VILLENUEVE, M. 2005. Paleozoic basins in West Africa and the Mauritanide thrust belt. *Journal of African Earth Sciences*, **43**: 166-195.
- VOGEL, K., BUNDSCHUH, M., GLAUB, I., HOFMANN, K., RADTKE, G. & SCHMIDT, H. 1995. Hard substrate ichnocoenoses and their relations to light intensity and marine bathymetry. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **195**: 49-61.
- VOGEL, K., BALOG, S.J., BUNDSCHUH, M., GEKTIIDIS, M., GLAUB, I., KRUTSCHINNA, J. & RADTKE, G. 1999. Bathymetrical studies in fossil reefs with microendoliths as paleoecological indicators. *Profil*, **16**: 181-191.
- VOGES, A. 1959. Conodonten aus dem Unterkarbon I und II (gattendorfia- und *Pericyclus*-Stufe) des Sauerlandes. *Paläontologische Zeitschrift*, **33** (4): 266-314.
- VON BITTER, P.H. 1972. Environmental control of conodont distribution in the Swannee Group (Upper Pennsylvanian) of eastern Kansas. *Paleontological contributions of the University of Kansas*, **59**: 1-105.
- VON BITTER, P.H. 1976. Paleoecology and distribution of Windsor Group (Viséan-?Early Namurian) conodonts, Port Hood Island, Nova Scotia, Canada. *Geological Association of Canada, Special Paper*, **15**: 225-241.

- VON BITTER, P.H. & AUSTIN, R.L. 1984. The Dinantian *Taphrognathus transatlanticus* conodont range zone of Great Britain and Atlantic Canada. *Palaeontology*, **27**: 95-111.
- VON BITTER, P.H. & MILLAR CAMPBELL, C. 1984. The use of "spikes" in monitoring the effectiveness of phosphatic microfossil recovery. *Journal of Paleontology*, **58**(5): 1193-1195.
- VON BITTER, P.H. & NORBY, R. 1994. Ontogenetic development of Pa element cap microsculpture in *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL, (1941). (Conodonta, Carboniferous): Taxonomic implications. *Journal of Paleontology*, **68**(4): 861-869.
- VON BITTER, P.H. & PLINT-GEERL, H.A. 1982. Conodont biostratigraphy of the Codroy Group (Lower Carboniferous), southwestern Newfoundland, Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **19**: 193-221.
- VON BITTER, P.H. & PLINT, H.A. 1987. Conodonts of the Windsor Group (Lower Carboniferous), Magdalen Islands, Quebec, Canada. *Journal of Paleontology*, **61**: 346-362.
- VON BITTER, P.H. & PURNELL, M.A. 2005. An experimental investigation of post-depositional taphonomic bias in conodonts. En: M.A. PURNELL & P.C.J. DONOGHUE (eds.), Conodont biology and phylogeny: interpreting the fossil record. *Special Papers in Palaeontology*, **73**, 57-71 pp.
- VON BITTER, P.H., SANDBERG, C.A., & ORCHARD, M.J. 1986. Phylogeny, speciation, and palaeoecology of the early Carboniferous (Mississippian) conodont genus *Mesthognathus*. *Royal Ontario Museum Life Sciences Contribution*, **143**: 1-115.
- VON BITTER, P.H., GILES, P.S. & UTTING, J. 2007. Biostratigraphic correlation of major cycles in the Windsor and Codroy groups of Nova Scotia & Newfoundland, Atlantic Canada, with the Mississippian substages of Britain and Ireland. En: TH. E. WONG (ed.), *Proceedings of the XVth International Congress on Carboniferous and Permian Stratigraphy, Utrecht, the Netherlands*, 10-16 August, pp 513-534.
- WAGNER, R.H., RAMSBOTTOM, W.H.C. & MANGER, W.L. 1984. Report of the IUGS Subcommittee on Carboniferous Stratigraphy (General Assembly in Madrid, September 1983). *Newsletter on Carboniferous Stratigraphy*, **5**: 1-9.
- WAGNER, R.H., SAUNDERS, W.B. & MANGER, W.L. 1985. Report of the IUGS Subcommittee on Carboniferous Stratigraphy (General Assembly in Madrid, September 1983). *Compte Rendu X Congrès International de Stratigraphie et de Géologie du Carbonifère, Madrid, 1983*, **1**: LVII-LXI.
- WALLISER, O.H. 1964. Conodonten des Silurs. *Abhandlungen Hessisches Landesamt für Bodenforschung, Wiesbaden*, **41**: 1-106.
- WANG Z. & QI Y. 2003. Upper Carboniferous (Pennsylvanian) conodonts from south Guizhou of China. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **109**(3): 379-397.
- WARDLAW, B.R. 1986. Late Mississippian-Early Pennsylvanian (Namurian) conodont biostratigraphy of the northern Rocky Mountains. X International Congress on Carboniferous Stratigraphy and Geology. *Compte Rendue*, **4**: 391-401.
- WARDLAW, B.R. & HARRIS, A.G. 1984. Conodont-based thermal maturation of Paleozoic rocks in Arizona. *American Association of Petroleum Geology Bulletin*, **68**: 1101-1106.
- WATERS, C.N. & CONDON, D.J. 2012. Nature and timing of Late Mississippian to Mid-Pennsylvanian glacio-eustatic sea level changes of the Pennine Basin, UK. *Journal of the Geological Society, London*: **169**: 37-51.
- WATERS, C.N., SOMERVILLE, I.D., STEPHENSON, M.H., CLEAL, C.J. & LONG, S.L. 2011. Biostratigraphy. En: C.N. WATERS, I.D. SOMERVILLE, S.N. JONES *et al.*, (eds.), *A Revised Correlation of Carboniferous Rocks in the British Isles*, Special Report **26**. The Geological Society, London. pp 74-81.
- WATERS, C.N., CÓZAR, P., SOMERVILLE, I.D., HASLAM, R.B., MILLWORD, D. & WOODS, D. 2016. Lithostratigraphy and biostratigraphy of the Lower Carboniferous (Mississippian) carbonates of the southern Askrigg Block, North Yorkshire, UK. *Geological Magazine*. DOI: 10.1017/S00167681 5000989.
- WEBERS, G.F. 1966. The Middle and Upper Ordovician conodont faunas from Minnesota. *Minnesota Geological Survey Special Publication*, **4**: 1-123.
- WEDDIGE, K. 1990. Pathological conodonts. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **118**: 563-589.
- WEDDIGE, K. & ZIEGLER, W. 1976. The significance of *Icriodus-Polygnathus* ratios in limestone from the Eifelian, Germany. En: C.R. BARNES (ed.), Conodonts paleoecology. *The Geological Association of Canada Special Papers*, **15**: 187-199.
- WENDT, J., KAUFMANN, B., BELKA, Z. & KORN, D. 2009. Carboniferous stratigraphy and depositional environments in the Ahnet-Mouydir area (Algerian Sahara). *Facies*, **55**: 269-299.
- WENDT, J., KAUFMANN, B., BELKA, Z. & KORN, D. 2010. Carboniferous stratigraphy and depositional environments in the Ahnet Mouydir area (Algerian Sahara): reply to the discussion by Legrand-Blain *et al.* *Facies* **56**: 477-481.
- WEYANT, M. 1981. Proposition d'une coupure biostratigraphique majeure dans le Carbonifère du Bassin de Béchar (Algérie) d'après les conodontes. Informe no publicado (3 p).
- WEYANT, M. 1985. North Africa conodonts. En: R. H. WAGNER, C. F. WINKLER PRINS & L. F. GRANADOS (eds.), *The Carboniferous of the World, II*, Instituto Geológico y Minero de España. Madrid. pp 364-367.
- WEYANT, M. & MASSA, D. 1985. Conodontes du Carbonifère de la Libye Occidentale. *Comptes Rendus 10th International Congress on Carboniferous Stratigraphy and Geology*, **1**: 83-98.
- WEYANT, M. & PAREYN, C. 1975. Mise en évidence du caractère condensé de la série dinantienne de la bordure méridionale du Djebel Grouz (Sahara Sud-Oranais). *Bulletin de la Société Géologique de France*, **7**(17): 52-55.
- WHITEBREAD, K. 2008. Geology of NY84SW and part of NY84SE, Upper Weardale, County Durham. *British Geological Survey, Internal Report IR/08/054*.

- WIRTH, M. 1967. Zur Gliederung des höheren Paläozoikums (Givet-Namur) im Gebiet des Quinto Real (Westpyrenäen) mit Hilfe von Conodonten. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, **127**: 179-244.
- WRIGHT, G.M., KEELEY, F.W., YOUSON, J.H. & BABINEAU, D.L. 1984. Cartilage in the Atlantic Hagfish, *Myxine glutinosa*. *The American Journal of Anatomy*, **169**: 407-424.
- YOUNGQUIST, W. & MILLER, A.K. 1949. Conodonts from the Late Mississippian Pella beds of south-central Iowa. *Journal of Paleontology*, **23**: 617-622.
- ZEFF, M. L. & PERKINS, R. D. 1979. Microbial alteration of Bahamian deep-sea carbonates. *Sedimentology*, **26**: 175-210.
- ZIEGLER, W. 1960. Die Conodonten aus den Geröllen des Zechsteinconglomerate von Rossensay (südwestlich Rheinberg/Niederrhein). *Fortschritte in der Geologie von Rheinland and Westfalen*, **6**: 1-15.
- ZIEGLER, W. 1977. *Catalogue of conodonts, volume III*. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart. 574 p.
- ZIEGLER, W. & LINDSTRÖM, M. 1975. Fortschrittsbericht Conodonten. *Paläontologische Zeitschrift*, **49**: 565-598.
- ZIEGLER, W., LINDSTRÖM, M. & MCTAVISH, R. 1971. Monochloroacetic acid and conodonts – a warning. *Nature*, **230**: 584-585.
- ZIEGLER, W. & SANDBERG, C.A. 1984. Important candidate sections for stratotype of conodont based Devonian-Carboniferous boundary. En: PAPROTH & STREEL (eds.), *The Devonian-Carboniferous boundary. Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **67**: 231-239.
- ZIEGLER, W., VAN CLOETINGH, S. & WEES, J.D. 1995. Dynamics of intraplate compressional deformation: the Alpine foreland and other examples. *Tectonophysics*, **252**: 7-59.

LÁMINAS



Centroodus simplex PANDER (1856,
p. 31, Tab. 2A, fig. 3)

LÁMINAS

LÁMINA 1

Idioproniodus claviger (ROUNDY, 1926)

Figuras 1-5.- Elementos P₁, “claviger”. *Geniculatus claviger* s.f. (ROUNDY, 1926). Elementos ¿sinestrales?, vista “posterior”. Serie ontogenética. Fig. 1-espécimen TZ2/4-2/45; fig. 2-espécimen TZ2/4-2/42; fig. 3-espécimen TZ2/4-2/29; fig. 4- espécimen TZ2/4-2/10; fig. 5-espécimen TZ2/4-1/1. Escala gráfica = 500 micras.

Idioproniodus conjunctus (GUNNELL, 1931)

Figuras 6-8.- Elementos S₂, “lexingtonensis”. *Ligonodina lexingtonensis* s.f. GUNNELL, 1931. Elementos en vista “posterior”. Serie ontogenética. Fig. 6-espécimen TZ2/4-2/77, elemento sinistral; fig. 7-espécimen TZ2/4-2/52, elemento sinistral; fig. 8-espécimen Pc2402/22, elemento dextral. Escala gráfica = 500 micras.

Idioproniodus spp. Elemento P₁ vicariante de *Idioproniodus healdi* (ROUNDY, 1926) e *Idioproniodus conjunctus* (GUNNELL, 1931)

Figura 9.- Elemento P₁, “ponderosa”. *Lonchodina ponderosa* s.f. ELLISON, 1941. Espécimen Pc2402/19, elemento ¿sinistral?, vista “posterior”. Escala gráfica = 200 micras.

Idioproniodus spp. Elementos vicariantes de *Idioproniodus claviger* (ROUNDY, 1926), *Idioproniodus conjunctus* (GUNNELL, 1931) e *Idioproniodus healdi* (ROUNDY, 1926)

Figuras 10-12.- Elementos P₂, “clarki”. *Lonchodina clarki* s.f. (GUNNELL, 1931). Elementos dextrales. Serie ontogenética. Fig. 10-espécimen Pc2402/52, vista “posterior”; fig. 11-espécimen TZ2/4-2/114, vista “postero-lateral”; fig. 12-espécimen TZ2/4-2/96, vista “postero-lateral”. Escala gráfica = 500 micras.

Figuras 13-15.- Elementos M, “conjunctus”. *Neoproniodus conjunctus* s.f. (GUNNELL, 1931). Elementos en vista “lateral-interna”. Serie ontogenética. Fig. 13-espécimen TZ2/4-1/124, elemento dextral; fig. 14-espécimen TZ2/4-2/121, elemento dextral; fig. 15-espécimen TZ2/4-1/108, elemento sinistral. Escala gráfica = 500 micras.

Figuras 16, 17.- Elemento S₀, “subacoda”. *Hibbardella subacoda* s.f. (GUNNELL, 1931). Elementos en vista “posterior”. Serie ontogenética. Fig. 16-espécimen PC2402/73; fig. 17-espécimen TZ2/4-2/142. Escala gráfica = 500 micras.

LÁMINA 1

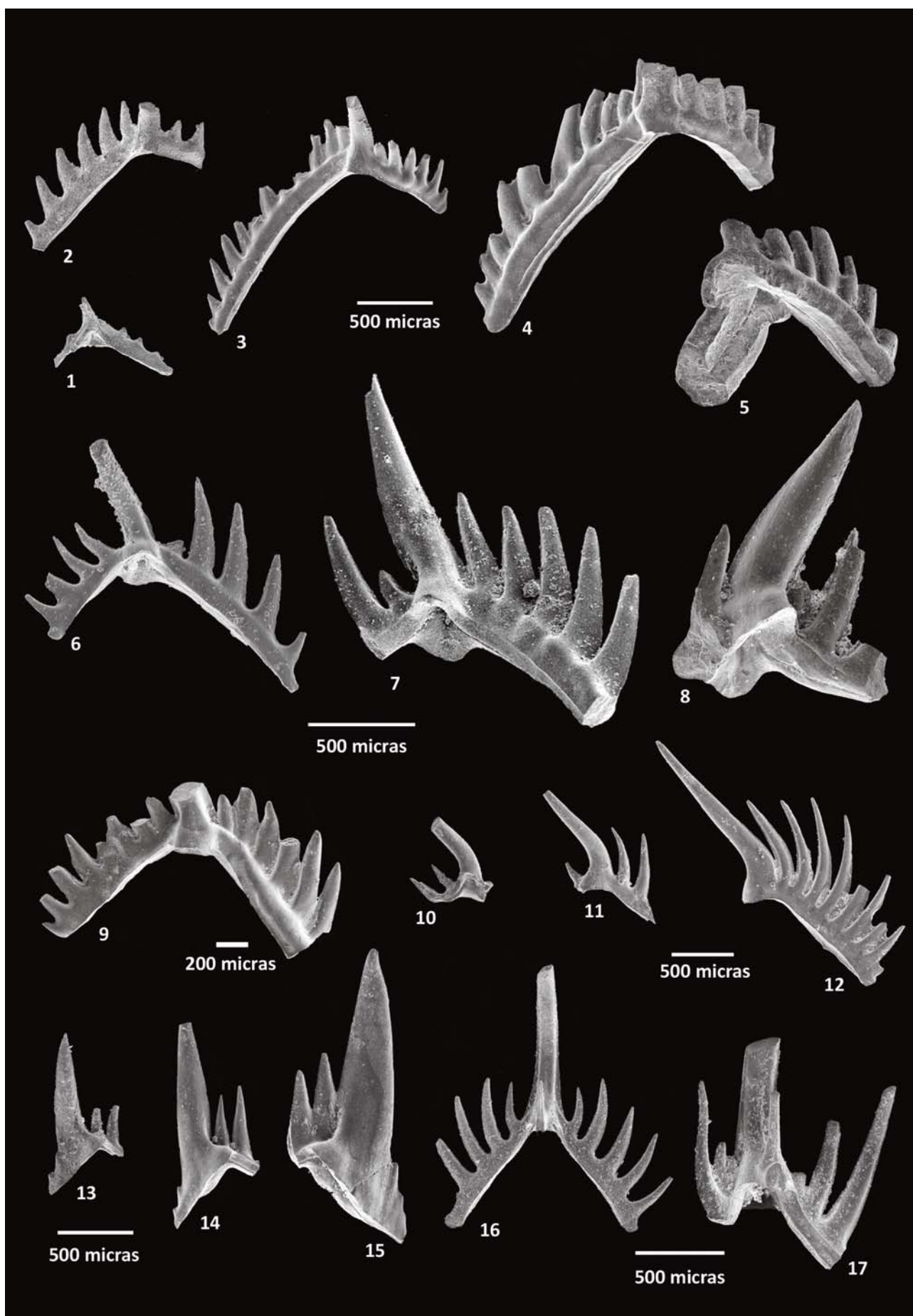


LÁMINA 2

***Idioprioniodus* spp. Elementos vicariantes de *Idioprioniodus claviger* (ROUNDY, 1926), *Idioprioniodus conjunctus* (GUNNELL, 1931) e *Idioprioniodus healdi* (ROUNDY, 1926)**

Figura 1.- Elemento S_{1α}, “bidentata”. *Metalonchodina bidentata* s.f. (GUNNELL, 1931). Espécimen TZ2/4-2/159, elemento sinistral, vista “posterior”. Escala gráfica = 200 micras.

Figuras 2-5.- Elementos S_{1β}, “multidentata”. *Metalonchodina multidentata* s.f. HIGGINS, 1975. Elementos en vista “posterior”. Figs. 2-3.- Morfología 1, serie ontogenética; 2-espécimen Pc2402/77, elemento sinistral, 3-espécimen TZ2/4-1/142, elemento dextral. Figs. 4-5.-Morfología 2, serie ontogenética; 4-espécimen TZ2/4-2/162, elemento sinistral, 5-espécimen TZ2/4-1/140, elemento dextral. Escala gráfica = 500 micras.

Figuras 6-9.- Elementos S_{3/4}, “typa”. *Ligonodina typa* s.f. (GUNNELL, 1933). Elementos en vista “lateral-interna”. Serie ontogenética. Fig. 6-espécimen TZ2/4-2/210, elemento sinistral; fig. 7-espécimen TZ2/4-2/200, elemento sinistral; fig. 8-espécimen TZ2/4-2/178, elemento dextral; fig. 9-espécimen TZ2/4-2/173, elemento sinistral. Escala gráfica = 500 micras.

***Kladognathus macrodentata* (HIGGINS, 1961)**

Figuras 10, 11.- Elementos P₁-P₂. *Lambdagnathus macrodentatus* s.f. HIGGINS, 1961. Elementos en vista “lateral-interna”. Fig. 10-espécimen ID2/8-2/107, elemento sinistral; fig. 11-espécimen ID2/8-3/147, elemento dextral. Escala gráfica = 100 micras.

Figura 12.- Elemento S₁₋₄. *Hindeodella undata* s.f. BRANSON & MEHL, 1941a. Espécimen TZ2/4-2/463, elemento dextral, vista “lateral-interna”. Escala gráfica = 100 micras.

***Kladognathus tenuis/complectens* (BRANSON & MEHL, 1941c) emend. REXROAD 1981 sensu SOMERVILLE, 1999**

Figuras 13, 14.- Elementos P₁-P₂. *Magnilaterella clarkei* s.f. RHODES, AUSTIN & DRUCE, 1969. Elementos en vista “lateral-interna”. Fig. 13-espécimen ID2/8-2/108, elemento sinistral; fig. 14-espécimen ID2/8-3/115, elemento dextral. Escala gráfica = 100 micras.

Figura 15.- Elemento P₁-P₂. *Magnilaterella complectens* s.f. CLARKE, 1960. Espécimen ID2/8-3/154, elemento sinistral, vista “lateral-interna”. Escala gráfica = 100 micras.

Figuras 16, 17.- Elementos P₁-P₂. *Magnilaterella contraria* s.f. RHODES, AUSTIN & DRUCE, 1969. Elementos en vista “lateral-interna”. Fig. 16-espécimen TZ2/4-1/849, elemento sinistral; fig. 17-espécimen ID2/8-3/156, elemento dextral. Escala gráfica = 100 micras.

Figura 18.- Elemento P₁-P₂. *Magnilaterella robusta* s.f. REXROAD & COLLINSON, 1963. Espécimen TZ2/4-1/846, elemento dextral, vista “lateral-interna”. Escala gráfica = 100 micras.

LÁMINA 2



LÁMINA 3

***Kladognathus tenuis/complectens* (BRANSON & MEHL, 1941c) emend. REXROAD, 1981 sensu SOMERVILLE 1999**

Figura 1.- Elemento P₁-P₂. *Magnilaterella robusta* s.f. REXROAD & COLLINSON, 1963. Espécimen Pc2402/354, elemento sinistral, vista “lateral-interna”. Escala gráfica = 100 micras.

Elementos vicariantes de *Kladognathus* spp.

Figura 2.- Elemento M. *Neoprioniodus peracutus* s.f. (HINDE, 1900). Espécimen TZ2/4-2/447, elemento sinistral, vista “lateral-interna”. Escala gráfica = 100 micras.

Figura 3.- Elemento M. *Neoprioniodus scitulus* s.f. (BRANSON & MEHL, 1941a). Espécimen ID2/8-4/6, elemento dextral, vista “lateral-interna”. Escala gráfica = 100 micras.

Figuras 4-6.- Elementos S₀. *Hibbardella milleri* s.f. REXROAD, 1958. Fig. 4-espécimen Pc2402/360, vista “posterior”; figs. 5, 6-espécimen TZ2/4-2/455, 5-vista “posterior”; 6- vista “postero-lateral”. Escala gráfica = 500 micras.

Figura 7.- Elemento S₁₋₄. *Ligonodina levis* s.f. BRANSON & MEHL, 1941b. Espécimen TZ2/4-2/452, elemento sinistral, vista “lateral-interna”. Escala gráfica = 100 micras.

Figura 8.- Elemento S₁₋₄. *Ligonodina tenuis* s.f. BRANSON & MEHL, 1941a. Espécimen ID2/8-3/161, elemento dextral, vista “lateral-interna”. Escala gráfica = 100 micras.

Figuras 9, 10.- Fragmentos de procesos de elementos S. *Ligonodina* s.f. spp. Elementos en vista “lateral”. Fig. 9.-espécimen ID2/8-3/218; fig. 10-espécimen ID1/5-3/15. Escala gráfica = 500 micras.

***Hindeodus cristula* (YOUNGQUIST & MILLER, 1949)**

Figuras 11, 12.- Elementos P₁. *Spathognathodus cristula* s.f. YOUNGQUIST & MILLER, 1949. Elementos en vista “lateral-interna”. Fig. 11-espécimen Pc3377/4, elemento sinistral; fig. 12-espécimen ID2/8-3/205, elemento dextral. Escala gráfica = 100 micras.

Figuras 13, 14.- Elementos P₂. *Ozarkodina curvata* s.f. REXROAD, 1958. Elementos sinistral, vista “lateral-interna”. Serie ontogenética. Fig. 13-espécimen Pc2356/230; fig. 14-espécimen ID2/8-4/4. Escala gráfica = 500 micras.

Figuras 15, 16.- Elementos M. *Neoprioniodus camurus* s.f. REXROAD, 1957. Elementos sinistral, vista “lateral-interna”. Serie ontogenética. Fig. 15-espécimen ID2/8-4/5; fig. 16-espécimen ID2/8-3/210. Escala gráfica = 100 micras.

Figura 17.- Elemento S₀. *Trichonodella imperfecta* s.f. REXROAD, 1957. Espécimen Pc3377/5, vista “posterior”. Escala gráfica = 100 micras.

Figura 18.- Elemento “Sb”. *Falcodus? alatoides* s.f. REXROAD & BURTON, 1961. Espécimen ID2/8-3/213, elemento sinistral, vista “lateral-interna”. Escala gráfica = 100 micras.

Figuras 19, 20.- Elementos “Sc”. *Hindeodella* spp. sensu REXROAD, 1981. Elementos dextrales, vista “lateral-interna”. Fig. 19-espécimen ID2/8-3/216; fig. 20-espécimen ID2/8-3/217. Escala gráfica = 100 micras.

LÁMINA 3

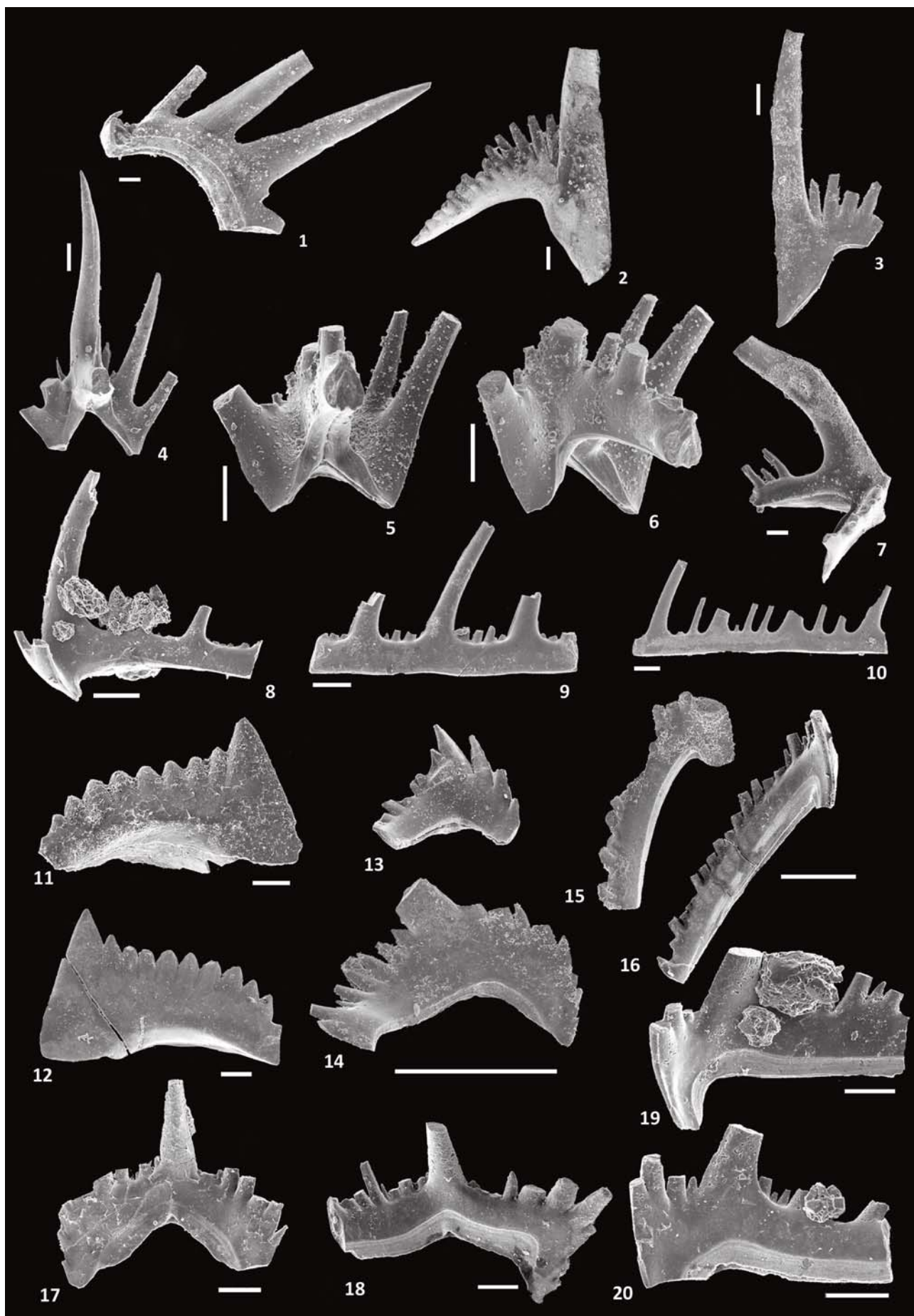


LÁMINA 4

Cavusgnathus navicula? (HINDE, 1900)

Figuras 1, 2.- Elementos P₁. Fig. 1-espécimen Pc2770/3, elemento sinestral, vista “oral”; fig. 2-espécimen Pc2770/4, elemento dextral, vista “lateral-interna”. Escala gráfica = 200 micras.

Cavusgnathus unicornis YOUNGQUIST & MILLER, 1949

Figuras 3, 4.- Elemento P₁. Espécimen Capa T/1. Elemento dextral. Fig. 3- vista “oral”; fig. 4- vista “lateral-interna”. Escala gráfica = 200 micras.

Cavusgnathus spp.

Figura 5.- Elemento P₁. Espécimen Pc2770/9. Elemento en vista “oral”. Escala gráfica = 200 micras.

Elementos vicariantes de *Cavusgnathus* spp.

Figura 6.- Elemento P₂. *Ozarkodina compressa* s.f. REXROAD, 1957. Espécimen AK2/6-4/2, elemento sinestral, vista “lateral-interna”. Escala gráfica = 200 micras.

Figura 7.- Elemento M. *Neoprioniodus varians* s.f. (BRANSON & MEHL, 1941a). Espécimen Capa V/1, elemento dextral, vista “lateral-interna”. Escala gráfica = 200 micras.

Figuras 8, 9, 10.- Elementos “Sc”. *Hindeodella tenuis* s.f. CLARKE, 1960. Elementos en vista “lateral-interna”. Fig. 8-espécimen TZ2/4-1/868, elemento dextral; fig. 9-espécimen ID1/5-3/4, elemento sinestral, fig. 10- espécimen Capa T/3, elemento sinestral. Escala gráfica = 200 micras.

Gnathodus bilineatus bilineatus (ROUNDY, 1926)

Figuras 11-17.- Elementos P₁. Figs. 11-16- Elementos sinestrales, fig. 17.- elemento dextral. Elementos en vista “oral”. Serie ontogenética. Fig. 11-espécimen TZ2/4-1/776; fig. 12-espécimen TZ2/4-2/358; fig. 13-espécimen TZ2/4-2/351; fig. 14-espécimen TZ2/4-1/760; fig. 15-espécimen TZ2/4-2/343; fig. 16-espécimen TZ2/4-1/725; fig. 17-espécimen TZ2/4-1/719. Escala gráfica = 500 micras.

Gnathodus bollandensis (HIGGINS & BOUCKAERT, 1968)

Figuras 18-23.- Elementos P₁. Elementos en vista “oral”. Fig. 18-espécimen ID2/8-2/71, elemento sinestral; fig. 19-espécimen ID2/8-3/120, elemento dextral; fig. 20-espécimen ID1/5-3/1, elemento dextral; fig. 21-espécimen ID2/8-3/121, elemento sinestral; figs. 22, 23-espécimen ID2/8-4/ 343, elemento dextral, 23-detalle de la plataforma. Escala gráfica: figs. 18-22 = 200 micras, fig. 23 =100 micras.

LÁMINA 4

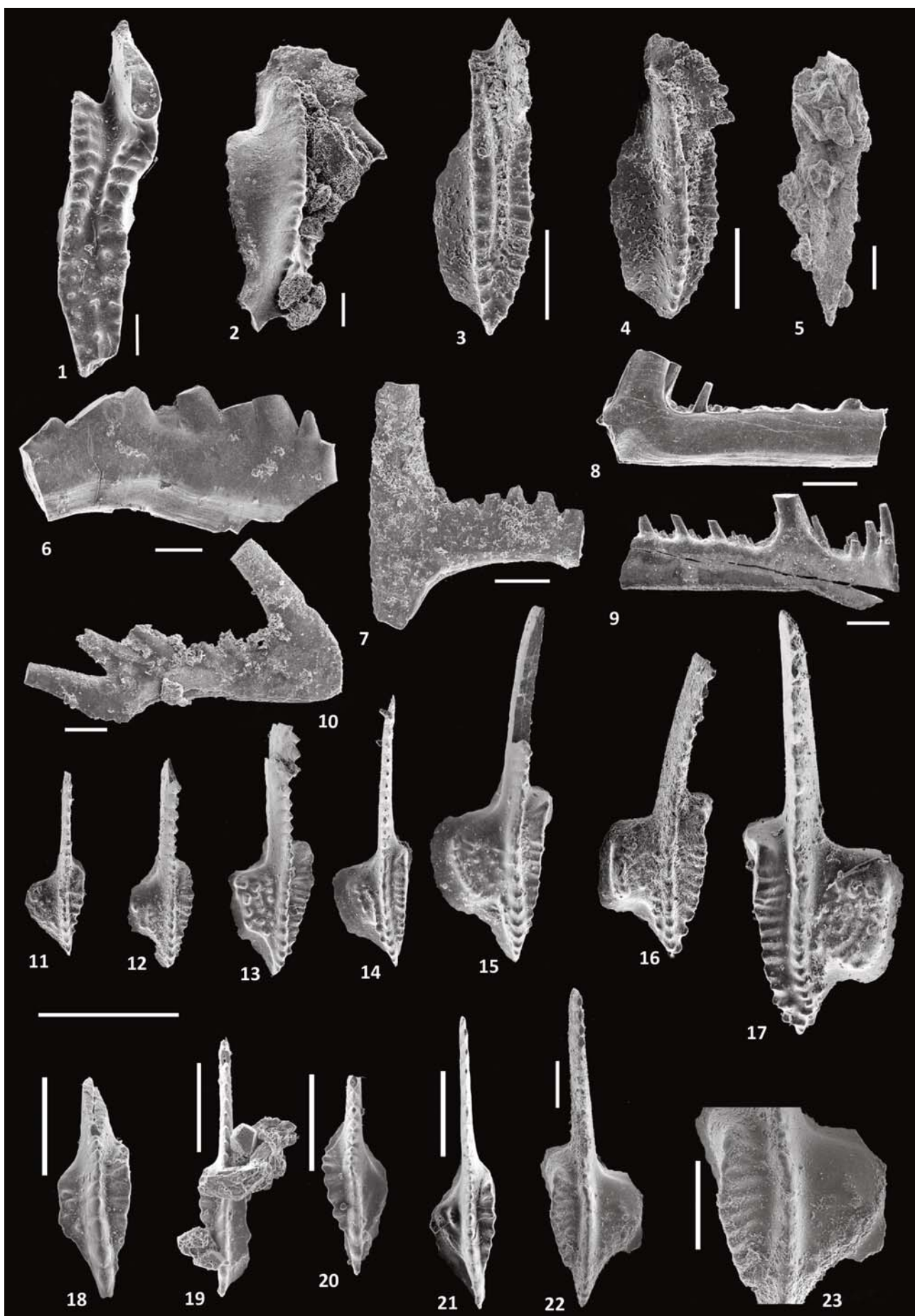


LÁMINA 5

***Gnathodus bilineatus* ssp. 1**

Figura 1.- Elemento P₁. Espécimen Pc2402/257. Elemento sinestral en vista “oral”. Escala gráfica = 200 micras.

***Gnathodus bilineatus* ssp. 2**

Figuras 2, 3.- Elemento P₁. Espécimen TZ2/4-2/363. Elemento sinestral en vista “oral”. Fig. 3- detalle de la plataforma. Escala gráfica: fig. 2 = 200 micras, fig. 3 = 100 micras.

***Gnathodus bilineatus* ssp. 3**

Figuras 4, 5.- Elemento P₁. Espécimen TZ2/4-2/411. Elemento dextral en vista “oral”. Fig. 6-detalle de la plataforma. Escala gráfica = 100 micras.

***Gnathodus praebilineatus* BELKA, 1985 transicional a *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY, 1926)**

Figura 6.- Elemento P₁. Espécimen TZ2/4-2/336. Elemento dextral en vista “oral”. Escala gráfica = 200 micras.

***Gnathodus girtyi girtyi* HASS, 1953**

Figuras 7-12.- Elementos P₁. Figs. 7-10.- Elementos dextrales, figs. 11, 12.- elemento sinestral. Elementos en vista “oral”. Serie ontogenética. Fig. 7-espécimen TZ2/4-1/687; fig. 8-espécimen TZ2/4-2/686; fig. 9-espécimen TZ2/4-2/402; fig. 10-espécimen TZ2/4-2/378; figs. 11, 12-espécimen TZ2/4-2/ 37, 12-detalle del parapeto “interno”. Escala gráfica = 500 micras.

***Gnathodus girtyi intermedius* GLOBENSKY, 1967**

Figuras 13, 14.- Elementos P₁. Elementos dextrales en vista “oral”. Fig. 13-espécimen TZ2/4-2/406, fig. 14-espécimen Pc2402/247. Escala gráfica = 200 miras.

***Gnathodus girtyi meischneri*? AUSTIN & HUSRI, 1974**

Figura 15.- Elemento P₁. Espécimen ID2/8-3/125. Elemento dextral en vista “oral”. Escala gráfica = 100 micras.

***Gnathodus girtyi rhodesi* HIGGINS, 1975**

Figuras 16.- Elemento P₁. Fig. 16-espécimen Pc2359/1, elemento dextral, vista “oral”. Escala gráfica = 200 micras.

***Gnathodus girtyi soniae* RHODES, AUSTIN & DRUCE, 1969**

Figuras 17-22.- Elementos P₁. Elementos en vista “oral”. Figs. 17, 18.-espécimen TZ2/4-1/550, elemento sinestral, 18-detalle de los nódulos de la plataforma “externa”; fig. 19-espécimen Pc2402/242, elemento dextral; fig. 20-espécimen TZ2/4-2/110, elemento sinestral; figs. 21, 22-espécimen Pc2402/ 240, elemento sinestral, 22- detalle de los nódulos de la plataforma “externa”. Escala gráfica: figs. 17, 19-21 = 200 micras; figs. 18, 22 = 100 micras.

***“Gnathodus” homopunctatus* ZIEGLER, 1960**

Figuras 23-26.- Elementos P₁. Elementos en vista “oral”. Serie ontogenética. Fig.23.-espécimen TZ2/4-2/325, elemento dextral; fig. 24-espécimen TZ2/4-1/556, elemento sinestral; fig. 25-espécimen TZ2/4-2/324, elemento dextral; fig. 26-espécimen TZ2/4-2/554, elemento sinestral. Escala gráfica = 500 micras.

LÁMINA 5

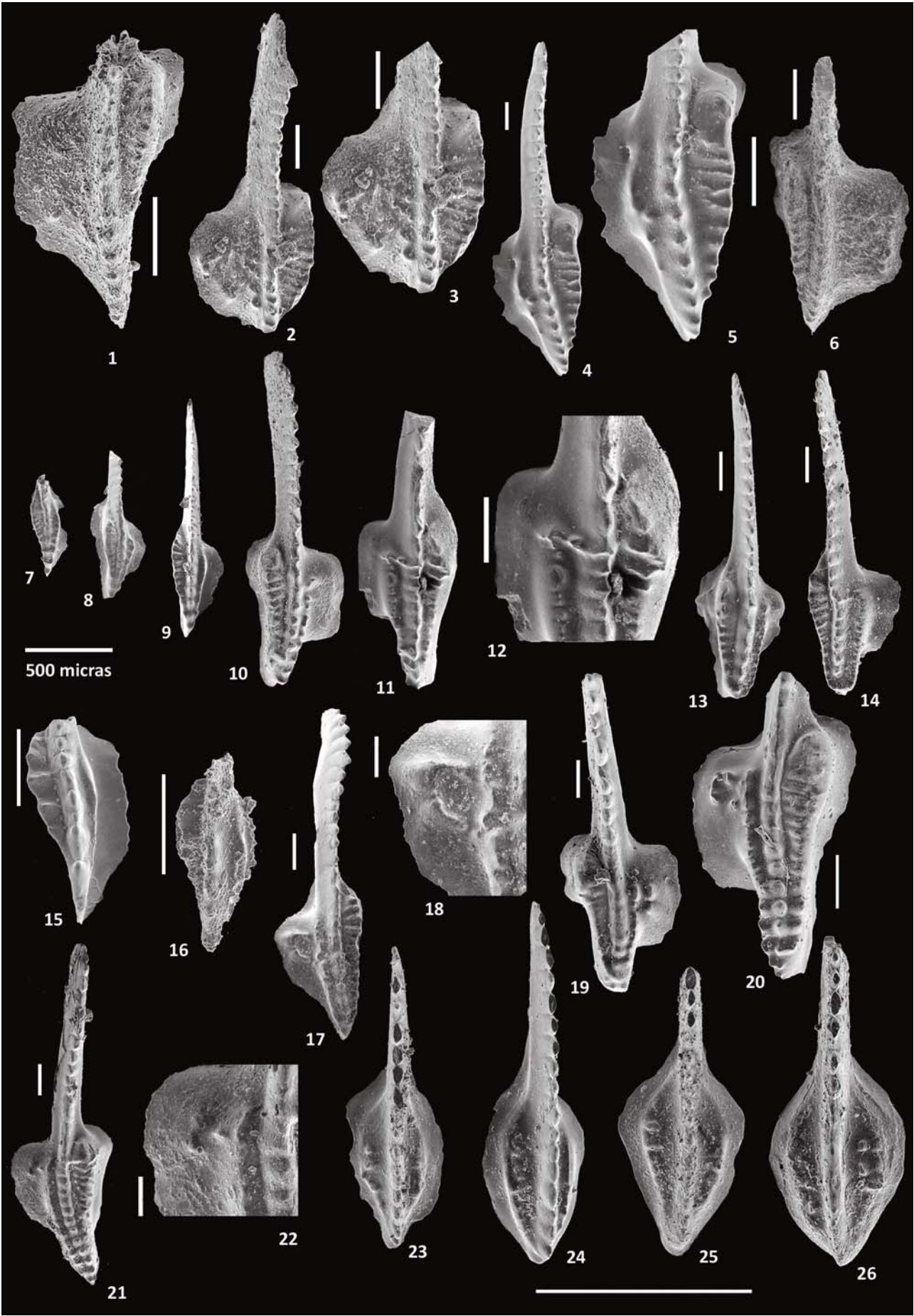


LÁMINA 6

Gnathodus pseudosemiglaber THOMPSON & FELLOWS, 1970

Figura 1.- Elemento P₁. Espécimen AK1/4-1/2. Elemento sinestral en vista “oral”. Escala gráfica = 100 micras.

Declinognathodus inaequalis (HIGGINS, 1975)

Figuras 2-6.- Elementos P₁. Fig. 2.- Elemento sinestral, figs. 3-6.- elemento dextrales. Elementos en vista “oral”. Serie ontogenética. Fig. 2-espécimen ID2/8-3/116; fig. 3-espécimen ID2/8-2/66; fig. 4-espécimen ID2/8-2/67; fig. 5-espécimen ID2/8-2/69; fig. 6-espécimen ID2/8-2/ 68. Escala gráfica = 500 micras.

Idiognathoides sulcatus sulcatus? HIGGINS & BOUCKAERT, 1968

Figuras 7, 8.- Elementos P₁. Elementos en vista “oral”. Fig. 7.-espécimen Capa U/1, elemento dextral; fig. 8-elemento sinestral espécimen Capa U/2, elemento sinestral. Escala gráfica=200 micras.

Posible elemento P₂ de *Gnathodus bilineatus* (ROUNDY, 1926) *sensu* GRAYSON *et al.* (1990)

Figura 9.- Elemento P₂. *Ozarkodina delicatula* s.f. (STAUFFER & PLUMMER, 1932). Espécimen Pc2402/326. Elemento sinestral en vista “lateral-interna”. Escala gráfica = 200 micras.

Posible elemento P₂ de *Gnathodus girtyi* HASS 1926 *sensu* GRAYSON *et al.* (1990)

Figura 10.- Elemento P₂. *Ozarkodina delicatula* s. f. (STAUFFER & PLUMMER) 1932. Espécimen TZ2/4-1/802. Elemento sinestral en vista “lateral-interna”. Escala gráfica = 200 micras.

Elemento vicariantes de *Gnathodontideos* y de *Idiognathodontideos sensu* GRAYSON *et al.* (1990)

Figuras 11, 12.- Elemento M. *Synprioniodina microdenta* s.f. ELLISON, 1941. Elementos en vista “lateral-interna”. Fig. 11-espécimen ID2/8-3/131, elemento dextral; fig. 12-espécimen TZ2/4-1/825, elemento sinestral. Escala gráfica = 200 micras.

Figura 13.- Elemento S₀. *Hibbardella acuta* s.f. MURRAY & CHRONIC, 1965. Espécimen TZ2/4-1/873, vista “posterior”. Escala gráfica = 200 micras.

Figuras 14, 15.- Elemento S₁. *Hindeodella uncata* s.f. HASS, 1959. Elementos dextrales. Fig. 14-espécimen TZ2/4-1/829, vista “oral”; fig. 15-espécimen TZ2/4-1/826, elemento vista “lateral-interna”. Escala gráfica: fig. 14 = 100 micras, fig. 15 = 200 micras.

Figura 16.- Elemento S₂. *Hindeodella simplex* s.f. (HIGGINS & BOUCKAERT, 1968). Espécimen ID2/8-3/139, elemento sinestral, vista “lateral-interna”. Escala gráfica =200 micras.

Figura 17.- Elemento S₃. *Hindeodella ibergensis* s.f. BISCHOFF, 1957. Espécimen Pc2402/343, elemento sinestral, vista “posterior”. Escala gráfica = 200 micras.

Figura 18.- Elemento S₄. *Hindeodella ibergensis* s.f. BISCHOFF, 1957. Espécimen TZ2/4-1/842, elemento sinestral, vista “lateral-interna”. Escala gráfica = 200 micras.

Mestognathus beckmanni? BISCHOFF, 1957

Figura 19.- Elemento P₁. Espécimen ID2/8-2/118, elemento sinestral, vista “lateral-interna”. Escala gráfica = 200 micras.

Mestognathus bipluti HIGGINS, 1961

Figura s 20-22.- Elementos P₁. Fig. 20-espécimen ID2/8-2/119, elemento dextral, vista “lateral-interna”; fig. 21-espécimen Pc2402/352, elemento sinestral, vista “lateral-interna”; fig. 22-espécimen TZ2/4-1/864, elemento sinestral, vista “oral”. Escala gráfica = 200 micras.

Mestognathus spp.

Figura 23.- Elemento P₁. Espécimen ID2/8-3/218, elemento sinestral, vista “oral”. Escala gráfica = 200 micras.

Mestognathus? spp.

Figura 24.- Elemento P₂. Espécimen ID2/8-2/121, elemento dextral, vista “lateral-interna”. Escala gráfica = 200 micras.

LÁMINA 6

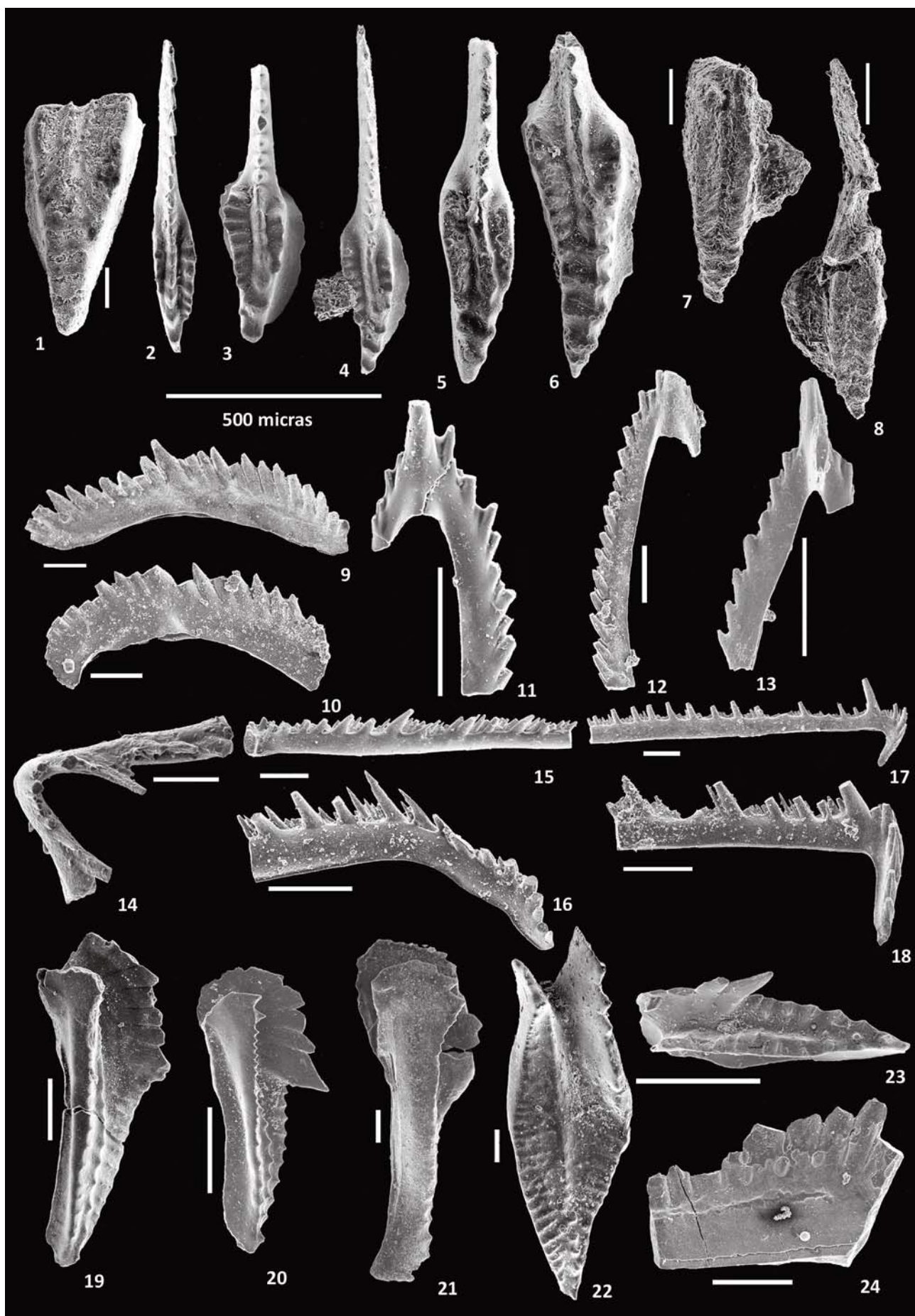


LÁMINA 7

Lochriea commutata (BRANSON & MEHL, 1941c)

Figuras 1-7.- Elementos P₁. *Spathognathodus commutatus* s.f. BRANSON & MEHL, 1941. Figs. 7- 10.- Elementos dextrales, vista “oral”. Serie ontogenética. Fig. 1-espécimen TZ2/4-1/401; fig. 2-espécimen TZ2/4-1/394; fig. 3-espécimen TZ2/4-2/378; fig. 4-espécimen TZ2/4-1/307; figs. 5, 6- espécimen TZ2/4-1/249, 6-detalle de la plata-forma, fig. 7-espécimen TZ2/4-1/229. Escala gráfica = 500 micras.

Figuras 8-11.- Elementos P₂. *Subbryantodus subaequalis* s.f. HIGGINS, 1961. Elementos en vista “lateral-interna”. Fig. 8-elemento dextral, figs. 9-11- elementos sinestrales. Serie ontogenética. Fig. 9-espécimen ID2/8-3/34, fig. 9-espécimen ID2/8-3/35; fig. 10-espécimen TZ2/4-2/269; fig. 11- espécimen Pc2402/193. Escala gráfica = 300 micras.

Figuras 12-14.- Elementos M. *Neoprioniodus singularis* s.f. (HASS, 1953). Elementos en vista “lateral-interna”. Serie ontogenética. Fig. 12-espécimen ID2/8-3/50, elemento dextral; fig. 13-espécimen ID2/8-2/242, elemento sinestral; fig. 14-espécimen Pc2402/208, elemento sinestral. Escala gráfica = 300 micras.

Figuras 15-17.- Elementos S₀. *Hibbardella pennata* s.f. HIGGINS, 1961. Fig. 15- espécimen ID2/8-3/46, vista “posterior”; fig. 16-espécimen TZ2/4-2/311, vista “posterior”; fig. 17-espécimen TZ2/4-2/313, vista “postero-lateral”. Escala gráfica = 100 micras.

Figuras 18, 19.- Elementos S₂₋₄. *Hindeodella germana* s.f. HOLMES, 1928. Elementos sinestrales, vista “lateral-interna”. Fig. 18-espécimen ID2/8-3/179, fig. 19-espécimen ID2/8-2/245. Escala gráfica = 100 micras.

Vogelgnathus campbelli (REXROAD, 1957)

Figuras 20, 21.- Elementos P₁. Elementos sinestrales, vista “lateral-interna”. Fig. 20-espécimen ID2/8-3/142, fig. 21-espécimen ID2/8-3/140. Escala gráfica = 100 micras.

LÁMINA 7

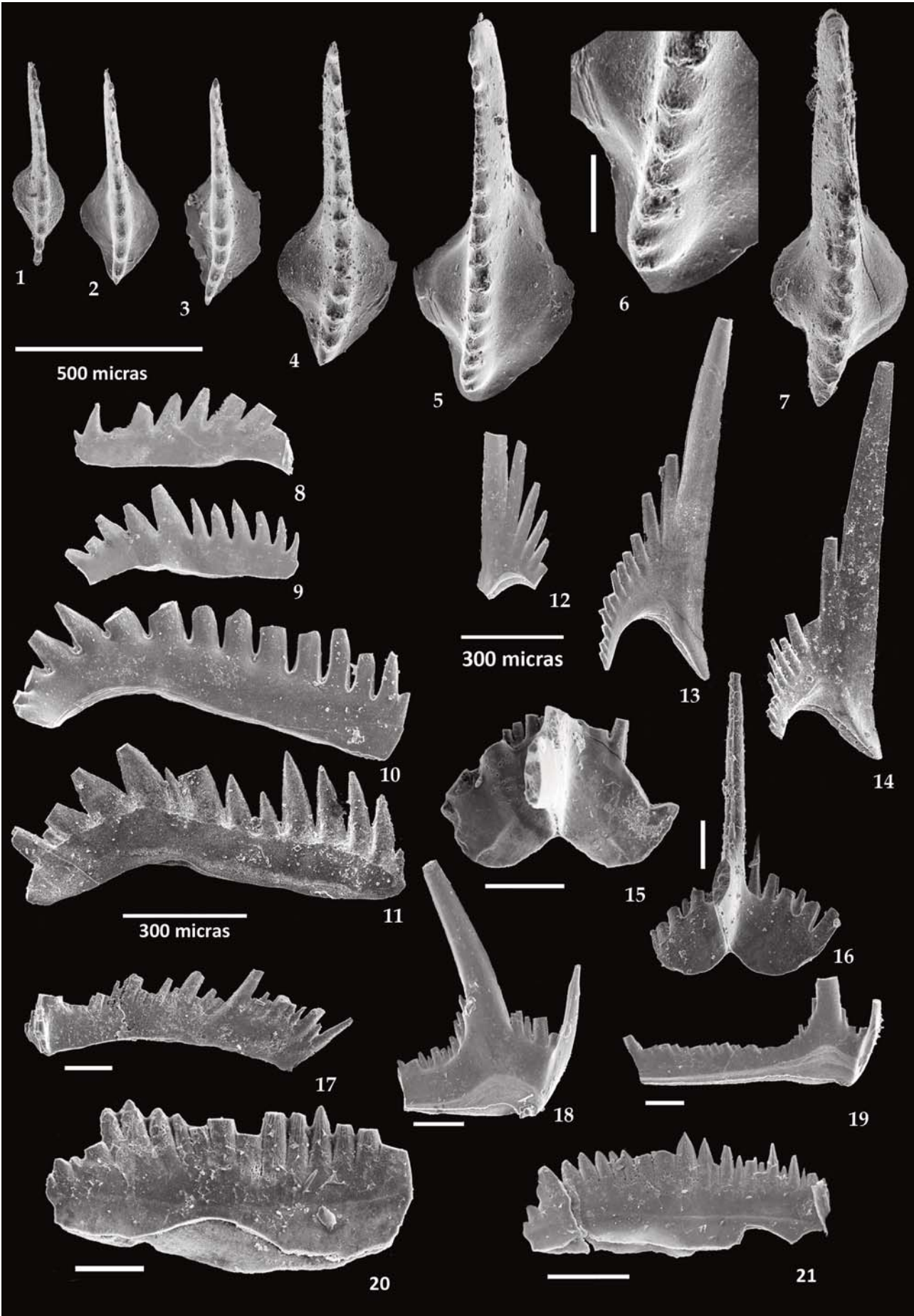


LÁMINA 8

Vogelgnathus campbelli (REXROAD, 1957)

Figuras 1-3.- Elementos P₁. Elementos dextrales, vista “lateral-interna”. Figs. 1, 2-espécimen ID1/5-3/12, 2-detalle de los nódulos y surco en la lámina “anterior”; fig. 3-espécimen ID2/8-3/141, vista “lateral-externa”. Escala gráfica = 100 micras.

Synclidognathus libratus (VARKER, 1967)

Figuras 4, 5.- Elementos ¿S₀? *Apatognathus? librata* s.f. VARKER, 1967. Elementos sinestrales, vista “posterior”. Fig. 4-espécimen ID2/8-3/165; fig. 5-espécimen ID2/8-2/75. Escala gráfica = 100 micras.

Elementos vicariantes de *Synclidognathus* spp.

Figuras 6-8.- Elementos P₁. *Spathognathodus scitulus* s.f. (HINDE, 1900). Fig. 6-espécimen Pc2356/8, elemento detral, vista “lateral-interna”; fig. 7-espécimen ID1/1-1/3, elemento dextral, vista “lateral-externa”; fig. 8-espécimen Pc2356/5, elemento sinestral, vista “lateral-externa”. Escala gráfica = 100 micras.

Figura 9.- Elemento P₂. *Ozarkodina laevipostica* s.f. REXROAD & COLLINSON, 1963. Espécimen ID2/8-3/172, elemento sinestral, vista “lateral-interna”. Escala gráfica = 100 micras.

Figuras 10, 11.- Elementos S. *Apatognathus? chaulioda* s.f. VARKER, 1967. Elementos en vista “posterior”. Fig. 10-espécimen ID2/8-4/9; fig. 11-espécimen ID2/8-2/80. Escala gráfica = 100 micras.

Figuras 12-13.- Elementos S. *Apatognathus? cuspidata* s.f. VARKER, 1967. Elementos en vista “posterior”. Fig. 12-espécimen ID1/5-2/2; fig. 13-espécimen ID2/8-3/176. Escala gráfica = 100 micras.

Figuras 14, 15.- Elementos S. *Apatognathus? petila* s.f. VARKER, 1967. Fig. 10-espécimen ID1/5-2/1, vista “posterior”; fig. 15-espécimen Pc2356/9, vista “anterior”. Escala gráfica = 100 micras.

Figuras 16-19.- Elementos S. *Apatognathus? scalena* s.f. VARKER, 1967. Fig. 16- espécimen ID1/5-3/16, vista “postero-lateral”; fig. 17-espécimen ID2/8-2/86, fragmento de proceso “posterior”; fig. 18-espécimen ID2/8-3/14 (juvenil), vista “posterior”; fig. 19-espécimen ID2/8-3/183 (juvenil), vista “posterior”. Escala gráfica = 100 micras.

LÁMINA 8

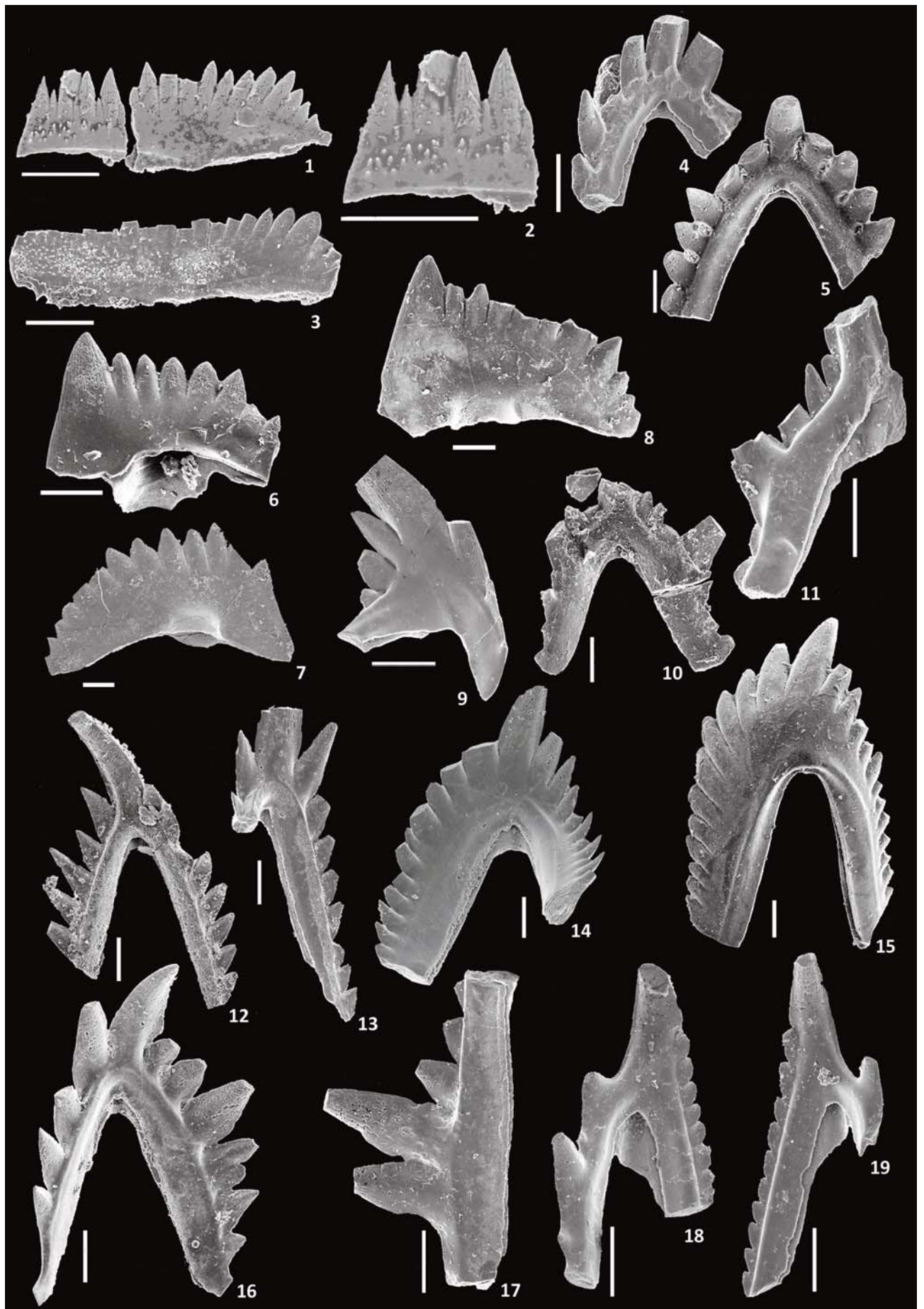


LÁMINA 9

Figura 1, 2.- Patología ¿Decompositio?. Elemento P₁ de *Declinognathodus inaequalis* (HIGGINS) Pc2358/1.

Figuras 3, 4.- Patología Deflectio. Elemento P₂ de *Gnathodus girtyi* HASS. Fig. 3- espécimen TZ2/4-1/796; fig. 4- detalle del extremo “posterior”; escala gráfica = 100 micras en ambas figuras. El extremo distal del proceso “posterior” se encuentra plegado “internamente” en un grado mayor del pliegue normal que suele observarse en esa parte de este tipo de elemento. Se observan además: (1) fracturas ortogonales al eje de mayor longitud de los denticulos y al proceso “anterior” con pérdida de las partes fracturadas, (2) cavidades producidas por disolución del apatito en la zona “basal” del elemento y (3) sobrecrecimientos de apatito en forma de una red de polígonos con márgenes irregulares denominada microtextura de contramoldes (MTCM) y microtextura de recubrimiento irregular (MTRI) (BLANCO-FERRERA & SANZ-LÓPEZ, 2011, BLANCO-FERRERA & SANZ-LÓPEZ, 2011) en el elemento (ver Lámina 14, figuras 9-11), recubrimientos minerales de arcilla.

Figura 5.- Patología Diminutio. Elemento P₂ (“clarkī”) de *Idioprioniodus* spp. Especimen TZ2/4-2/110, escala gráfica = 200 micras. El ejemplar sufrió fracturación del ápice de la cúspide y de los dos denticulos “anteriores” a la cúspide en vida del animal que fueron posteriormente reparadas, exhibiendo un proceso de rejuvenecimiento por nuevas láminas de apatito, de forma que los ápices presentan un tamaño menor del que deberían. El tercer denticulo dispuesto de forma “anterior” a la cúspide, está afectado por una nueva fracturación pero no llegó a ser reparado completamente por nuevas láminas de apatito, sino sólo por unas pocas dándole una morfología de muñón. Además, el ejemplar presenta pérdida de los dos procesos por fracturación, ya sea de tipo tafonómico o por la metodología empleada para su extracción.

Figura 6.- Patología Diminutio. Elemento M (“conjunctus”) de *Idioprioniodus* spp. Especimen TZ2/4-2/234, escala gráfica = 200 micras. Fracturación del ápice de la cúspide, especialmente de su margen “posterior”, seguida de reparación y rejuvenecimiento por nuevas láminas de apatito. El proceso “posterior” así como la anticúspide y el denticulo más cercano a la cúspide se encuentran fracturados. Esta fracturación puede ser de tipo tafonómico o por la manipulación de la muestra durante la extracción de los elementos conodontales.

Figuras 7, 8.- Patología Diminutio. Elemento S_{3,4} (“typa”) de *Idioprioniodus* spp. Fig. 7- espécimen TZ2/4-1/173; fig. 8- detalle de los denticulos del proceso “anterior”; escala gráfica = 200 micras en ambas figuras. La fracturación por el uso funcional de la pieza ha afectado tanto a la cúspide como al ápice de los denticulos del proceso “anterior” produciendo su disminución de tamaño, observándose además la consiguiente reparación de las partes afectadas por el recubrimiento de éstas por nuevas láminas de apatito y su rejuvenecimiento.

Figuras 9, 10.- Patologías Deflectio, Diminutio y Fusio. Elemento P₁ de *Idioprioniodus claviger* (ROUNDY). Fig. 10- espécimen Pc2402/2, escala gráfica = 400 micras; fig. 11- detalle de los denticulos del proceso “lateral”, escala gráfica = 200 micras. En el sexto denticulo más distal respecto de la cúspide se observa que su ápice se encuentra curvado hacia la cúspide no correspondiéndose con la morfología recta del resto de los denticulos, pudiéndose atribuir a la patología *Deflectio*. Una de las principales patologías que se identifica es la patología *Diminutio*, la cual se observa en el tercer denticulo más cercano a la cúspide, evidenciándose un rejuvenecimiento del mismo. Por último, las nuevas láminas de apatito que permitieron la reparación del tercer denticulo y su rejuvenecimiento al cubrir al segundo denticulo no lo hicieron recuperando la morfología del denticulo sino fusionándolo con los adyacentes (Patología *Fusio*). Esto posiblemente se deba a que este segundo denticulo se fracturó muy cerca de la base, por lo que su reparación es más sencilla si se fusiona con los denticulos adyacentes que desarrollando la morfología previa del denticulo. Otros procesos que se observan: (1) fracturación del proceso “anterolateral” y (2) microtextura de contramoldes (MTCM).

Figuras 11, 12.- Patologías Duplicatio y Fusio. Elemento P₁ de *Idioprioniodus claviger* (ROUNDY). Fig. 11- espécimen Pc2402/6; fig. 12- detalle de la parte central del elemento, escala gráfica = 200 micras en ambas figuras. En la zona de confluencia de los dos procesos “laterales”, “posteriormente” a la cúspide, se ha desarrollado un denticulo de más (supernumerario) que reproduce la morfología y disposición de la cúspide (Patología *Duplicatio*). Por otro lado, los denticulos tercero, cuarto y quinto, alejándonos de la cúspide, del proceso “lateral” sufrieron fracturación y fueron fusionados entre sí por las sucesivas láminas de apatito que los regeneraron (Patología *Fusio*). El ejemplar muestra también (1) fracturación del ápice de la cúspide, de algunos denticulos del proceso “anterolateral” y del proceso “anterolateral” con pérdida del extremo distal, y de (2) sobrecrecimientos minerales, en concreto, microtextura de contramoldes (MTCM) y de recubrimiento irregular (MTRI).

Figura 13. Patologías Duplicatio y Diminutio. Elemento P₁ de *Idioprioniodus* spp. Especimen ID1/5-3/2, escala gráfica = 100 micras. En el ejemplar se evidencia en la base de los denticulos tercero y cuarto, de los más alejados a la cúspide, una duplicación de los denticulos en la parte “interna” del elemento (Patología *Duplicatio*). Los dos denticulos “anteriores” a la cúspide presentan la patología *Diminutio*. La fracturación, posiblemente debida a los métodos de extracción de los elementos conodontales, ha afectado a la cúspide y a los extremos de los procesos. Tanto en los denticulos como en los procesos se observan pequeños hoyuelos debido a disolución.

Figuras 14, 15.- Patologías Diminutio y Fusio. Elemento P₂ de *Hindeodus cristula* (YOUNGQUIST & MILLER). Fig. 14- espécimen Pc2356/3; fig. 15.- detalle de la parte central del elemento; escala gráfica = 100 micras en ambas figuras. Fracturación y regeneración por nuevas láminas de apatito de la cúspide, de forma que su nuevo ápice es más pequeño y estrecho que el original (Patología *Diminutio*) e inicio de fusión de la cúspide con el denticulo más cercano a ella en el proceso “posterior” por recubrimiento de las nuevas láminas de apatito (Patología *Fusio*).

LÁMINA 9

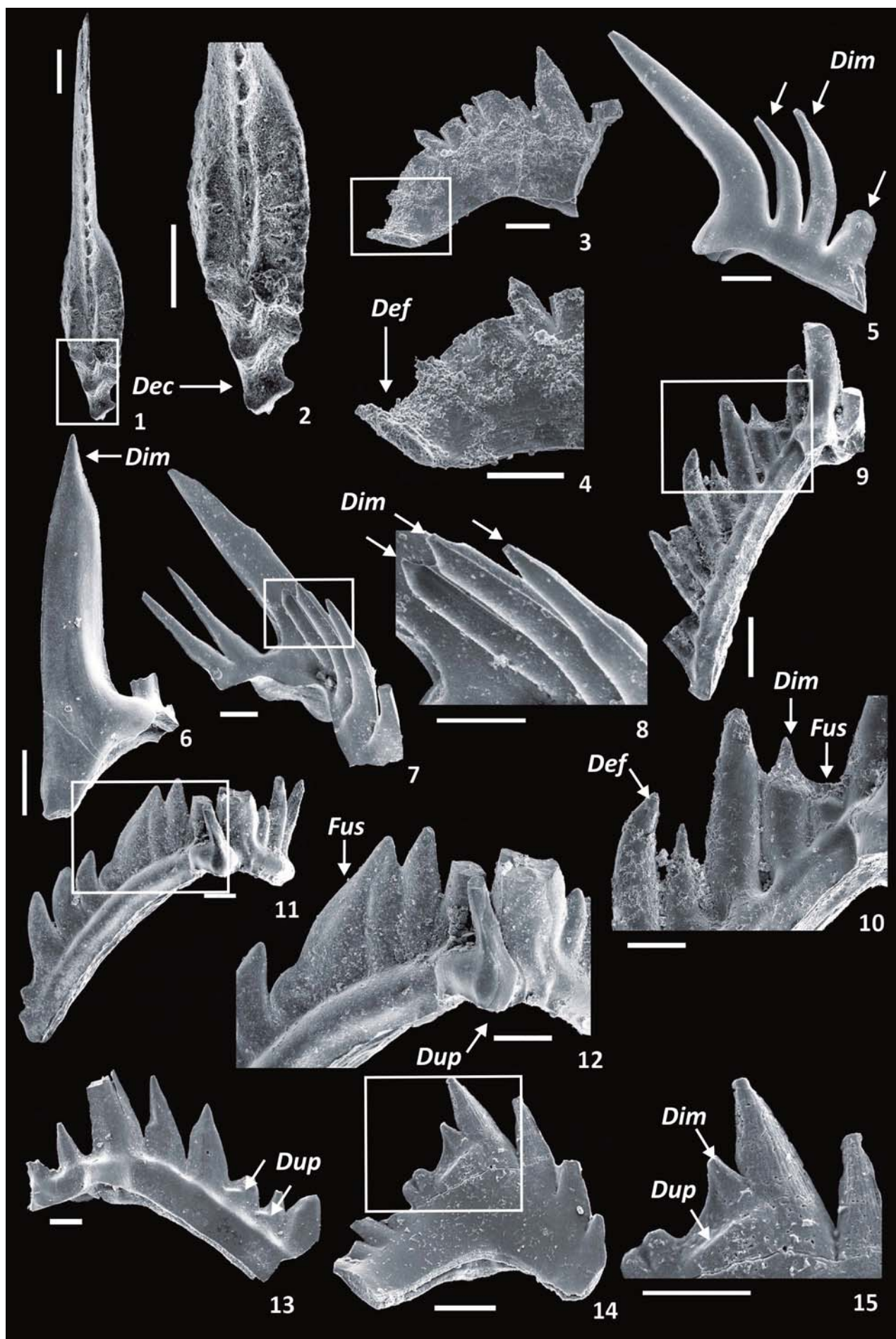


LÁMINA 10

Figuras 1, 2.- Patologías *Diminutio* y *Fusio*. Elemento P₁ de *Idioprioniodus claviger* (YOUNGQUIST & MILLER). Fig. 1- espécimen TZ2/4-2/29; fig. 2- detalle de cúspide y proceso “lateral”; escala gráfica = 500 micras en ambas figuras. En el proceso “lateral” se observan varios denticulos fracturados y los estadios tempranos de la regeneración de éstos por adición y recubrimiento de nuevas láminas de apatito (Patología *Diminutio*) e incluso fusión de unos denticulos con otros (Patología *Fusio*). La cúspide y varios denticulos se encuentran fracturados con pérdida de los ápices.

Figuras 3, 4.- Patología *Fusio*. Elemento P₁ de *Idioprioniodus claviger* (ROUNDY). Fig. 3- espécimen TZ2/4-2/10; fig. 4- detalle del extremo distal del proceso “lateral”; escala gráfica = 500 micras en ambas figuras. Denticulos fusionados con los adyacentes debido al recubrimiento de éstos por láminas de apatito que los envuelven y unen. Se observa fracturación de la cúspide, de varios denticulos y de la parte distal del proceso “anterolateral”.

Figura 5.- Patología *Impresio*. Elemento P₁ de *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL). Especimen ID2/8-3/3; escala gráfica = 100 micras. En la plataforma “externa” presenta una indentación de ésta hacia la carena de márgenes redondeados, posiblemente debida a la presencia de una partícula extraña que impidiese el normal desarrollo de la plataforma. Fracturación y pérdida de la lámina libre, así como del margen de la plataforma “interna”.

Figuras 6, 7.- Patología ¿*Occlusio*? Elemento P₁ de *Gnathodus girtyi girtyi* HASS. Fig. 6- espécimen TZ2/4-2/378, escala gráfica = 200 micras; fig. 7- detalle del extremo distal del proceso “posterior”, escala gráfica = 100 micras. La ornamentación de la parte “posterior” de la plataforma es anómala respecto a la de otros elementos de la misma subespecie. La ornamentación del parapeto “interno” se encuentra interrumpida en un punto cerca del extremo distal de éste al igual que la carena, reanudándose en el extremo distal de la plataforma. En esta parte distal de la plataforma se genera una zona carente de ornamentación y ligeramente deprimida que podría ser el negativo de una estructura positiva (i.e. nódulo) desarrollada en la pareja contraria a este elemento en el aparato conodontal que conformasen.

Figura 8.- Patología ¿*Occlusio*? Elemento P₁ de *Gnathodus girtyi soniae* RHODES, AUSTIN & DRUCE. Especimen TZ2/4-1/545; escala gráfica = 200 micras. La ornamentación de la parte “anterior” del parapeto “interno” difiere de la de otros especímenes de esta subespecie en que en lugar de estar compuesta simplemente por crestas y surcos transversales al margen “interno” del parapeto y a la carena, algunas crestas se encuentran fusionadas en distintos puntos formando un semicírculo con una depresión central produciendo una depresión en esta zona que posiblemente podría haber sido ocupada por una estructura positiva en el elemento contrario de la pareja de elementos P₁. Fracturación y pérdida de la lámina libre que por el aspecto redondeado de la superficie fracturada puede indicar que ésta no se produjo por los métodos de extracción de los elementos conodontales.

Figura 9.- Elemento P₁ de *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY). Especimen TZ2/4-1/717; escala gráfica = 200 micras. Distorsión continua (**dc**) del extremo distal de la lámina libre sin producirse fracturación. Probablemente corresponde a la etapa fosildiagenética. Presencia de fractura transversal a la plataforma debida al manipulado (**fm**) del ejemplar al colocarlo en el cilindro para fotografiarlo con el MEB. Se observa microtextura de recubrimiento irregular (MTRI) en la parte “posterior” de la plataforma.

Figuras 10, 11.- Elemento P₁ de *Gnathodus girtyi soniae* (HIGGINS). Fig. 10- espécimen TZ2/4-1/549; escala gráfica = 200 micras; fig. 11- detalle del área cementada; escala gráfica = 100 micras. Distorsión discontinua (**dd**) en el extremo “posterior” de la plataforma con desplazamiento de éste hacia la parte “interna” del ejemplar, y cementación (**cem**) al resto de la misma en la nueva posición mediante precipitación de apatito (fenómeno de presión-disolución debido a compactación), filosilicatos y cuarzo (Anexos Xa, b, c). La fracturación de la lámina libre puede deberse a un proceso de alteración tafonómica o a la metodología para la extracción de los elementos conodontales de la roca.

Figuras 12-14.- Elemento P₁ de *Idiognathoides sulcatus sulcatus*? HIGGINS & BOUCKAERT. Fig. 12- espécimen Capa U/2, escala gráfica = 200 micras; fig. 13- detalle de la plataforma, escala gráfica = 100 micras, fig. 14- detalle de la zona de fractura entre la lámina libre y la plataforma, escala gráfica = 40 micras. La lámina libre se encuentra fracturada en su parte media y en su unión con la plataforma (distorsión discontinua, **dd**). La fracturación no es total y, junto con la presencia de filosilicatos (**fls**), cuarzo (**Qtz**) y otros componentes de la matriz que los englobaba, las partes del elemento se mantienen unidas. El ejemplar se encuentra afectado en la zona del surco central de la plataforma por disolución, al ser una zona preferente para este proceso por tratarse de un área deprimida. La microtextura de recubrimiento irregular se observa como una textura grumosa que recubre el elemento enmascarándola ornamentación de la superficie “oral”.

LÁMINA 10

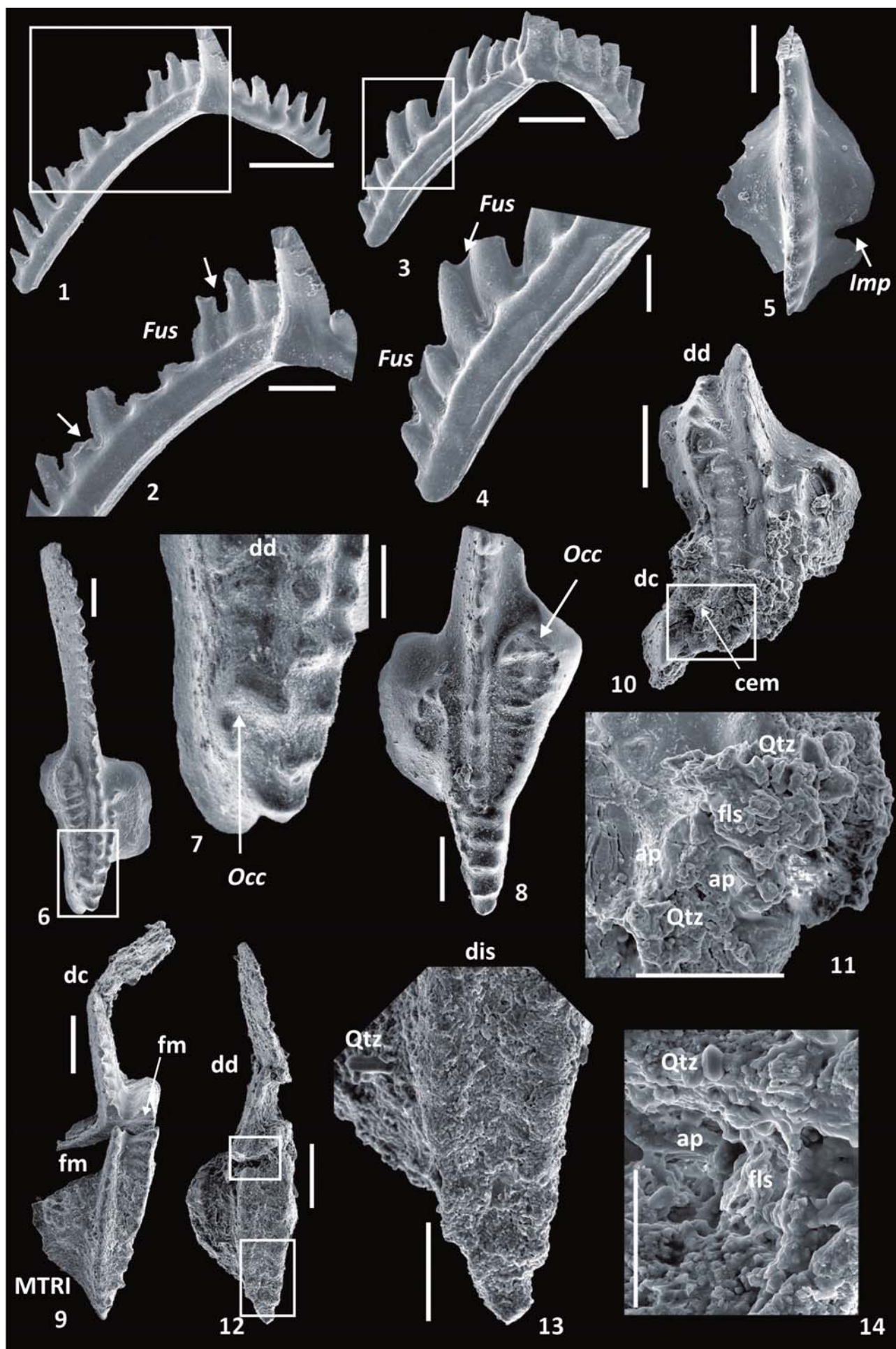


LÁMINA 11

Figuras 1-3.- Elemento P₁ de *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY). Fig. 1- espécimen TZ2/4-2/351; fig. 2- detalle de la lámina libre; escala gráfica = 200 micras en ambas figuras, fig. 3- detalle de la plataforma; escala gráfica = 100 micras en ambas figuras. Distorsión discontinua en el extremo “anterior” de la lámina libre (**dd**) y desplazamiento, y cementación por precipitación de apatito (**cem**) que mantiene ambas partes unidas; producidas durante la etapa fosildiagenética (Anexos XIa, b). En la plataforma se puede observar disolución (**dis**) de la lámina más externa de apatito producida a favor de las depresiones existentes entre los nódulos de la plataforma “externa” y de los surcos entre las crestas del parapeto “interno”. Se observan también, en algunas partes (p. e.j., extremo “posterior” de la plataforma “externa”; extremo “anterior” del parapeto “interno”) una envoltura de pequeños cris-tales de apatito similar a la microtextura de pequeños cristales (**MTCP**).

Figura 4.- Elemento S de *Cavusgnathus* spp. Especimen ID1/5-3/4; escala gráfica = 200 micras. Distorsión discontinua (**dd**) que ha separado en algunas áreas el elemento pero sin pérdida de las partes separadas. Los denticulos y la cúspide también se encuentran fracturados ortogonalmente a su longitud.

Figura 5.- Elemento P₁ de *Hindeodus cristula* (YOUNGQUIST & MILLER). Especimen ID2/8-3/205; escala gráfica = 200 micras. Fracturación (**dd**) del extremo “anterior” del ejemplar que permanece vinculado al resto del elemento por una pocos puntos de unión. Pequeños hoyuelos en la cúspide y los denticulos debido a disolución, aunque no afecta demasiado al elemento ya que se mantiene la microestructura de estrías radiales de la cúspide y denticulos.

Figura 6.- Elemento P₁ de *Gnathodus girtyi girtyi* HASS. Especimen TZ2/4-1/687; escala gráfica = 100 micras. Fracturación (**dd**) y pérdida de la lámina libre. Disolución incipiente (**dis**) de la lámina externa de apatito a favor de estructuras negativas, en este caso, la parte “anterior” del surco adcarenal situado entre la carena y el parapeto “interno”.

Figuras 7, 8.- Elemento P₁ de *Declinognathodus inaequalis* (HIGGINS). Fig. 7- espécimen ID2/8-2/68; fig. 8.- detalle de la parte “anterior” de la plataforma; escala gráfica = 100 micras en ambas figuras. La superficie “oral” de la ornamentación de la carena y de ambos parapetos en la parte “anterior” de la plataforma se encuentra disuelta. Las figuras representan un ejemplo de la “microtextura de disolución de la ornamentación” de BLANCO-FERRERA (2011), en la que los relieves positivos de la plataforma, la ornamentación de crestas y nodulos, pueden vaciarse por disolución e incluso exponerse las láminas internas. Esta corrosión también afecta a los ápices de los denticulos de la lámina libre como se observa en la Figura 8. Se observa también, fracturación y pérdida de la lámina libre.

Figuras 9, 10.- Elemento P₁ de *Declinognathodus inaequalis* (HIGGINS). Fig. 9- espécimen ID2/8-2/69; fig. 10.- detalle de la parte “anterior” de la plataforma; escala gráfica = 100 micras en ambas figuras. Ejemplo de ornamentación afectada por disolución donde se ha producido el vaciado de los relieves positivos [“Microtextura de disolución de la ornamentación” de BLANCO-FERRERA (2011)]. La disolución también ha afectado al surco adcarenal entre la carena y el parapeto “interno” [“Microtextura de disolución de la superficie” de BLANCO-FERRERA (2011)]. Parte de la lámina libre se ha perdido por fracturación.

Figura 11-13.- Elemento P₁ de *Idioprioniodus claviger* (ROUNDY). Fig. 11- espécimen TZ2/4-2/45, escala gráfica = 100 micras; fig. 12- detalle de la cavidad basal, escala gráfica = 100 micras; fig. 13- detalle del proceso “posterior”, escala gráfica = 20 micras. Distorsión discontinua (**dd**) en la cavidad basal sin producirse una fracturación completa, y disolución (**dis**) afectando a las distintas láminas de apatito pudiendo observarse en algunas zonas del ejemplar las distintas capas que lo componen (Anexo XII). La microestructura fibrosa (**mf**) típica de *Idioprioniodus* puede observarse en la cúspide.

LÁMINA 11

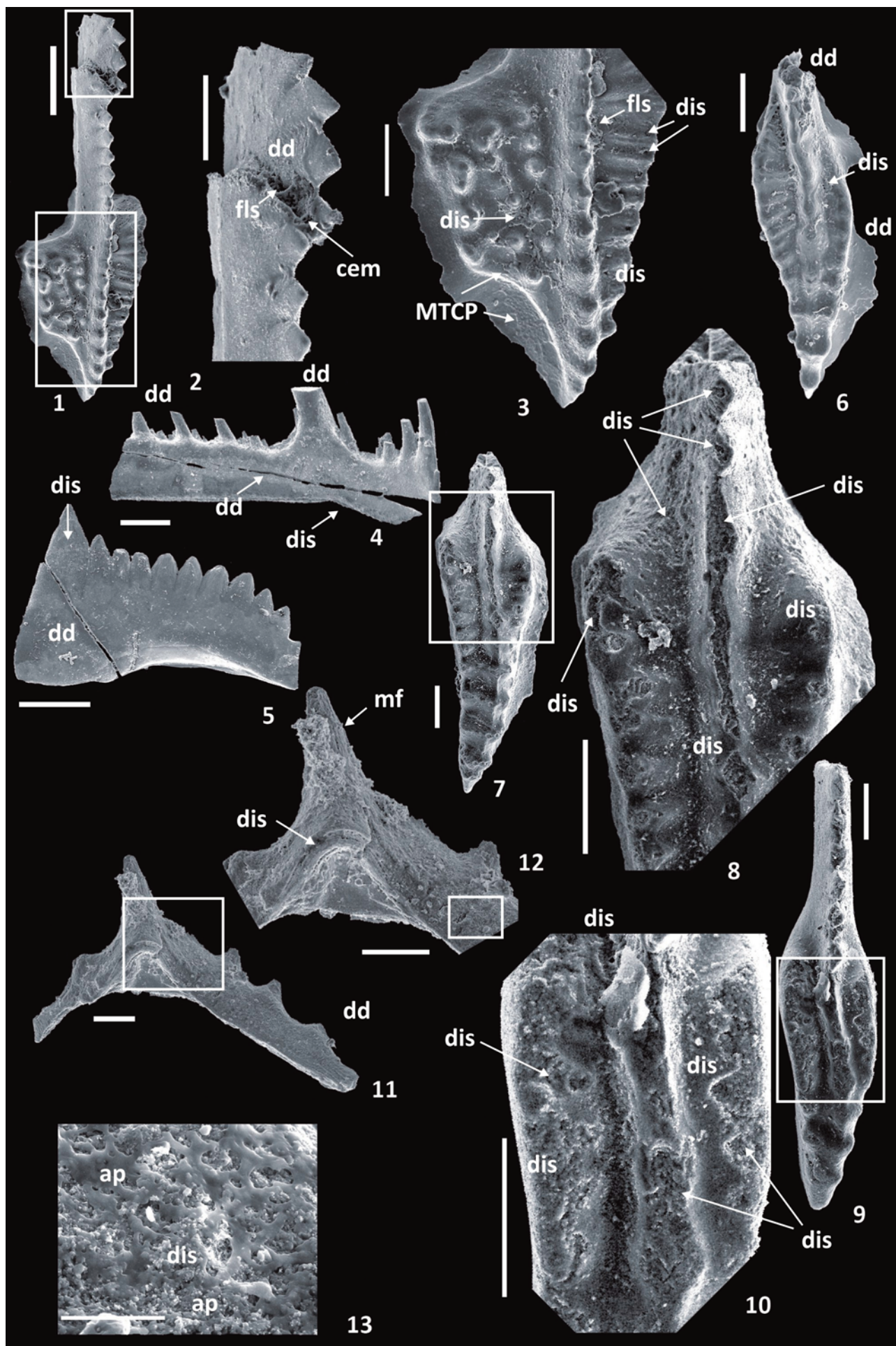


LÁMINA 12

Figura 1.- Elemento M de *Kladognathus* spp. Espécimen TZ2/4-2/447; escala gráfica= 200 micras. Los denticulos presentan fracturas ortogonales (**dd**) a su longitud con pérdida de los sus ápices. El aspecto ligeramente pulido y romo de la zona de fractura podría indicar que la fracturación pueda haberse producido en la etapa bioestratinómica, aunque no se descarta que pueda haberse producido por los métodos empleados para la extracción del elemento, como posiblemente sea el caso de las fracturas de la cúspide y anticúspide porque presentan unos bordes más afilados y poco desgastados.

Figura 2.- Elemento P₁-P₂ de *Kladognathus tenuis/complectens* (BRANSON & MEHL) emend. REXROAD *sensu* SOMERVILLE & SOMERVILLE. Espécimen TZ2/4-1/845; escala gráfica= 200 micras. Fracturación mecánica (**fm**) debida a manipulado del ejemplar al colocarlo en el cilindro para ser fotografiado mediante MEB. Cúspide y denticulos fracturados, en algunos casos posiblemente por métodos de extracción de la roca de los elementos conodontales. La disolución (**dis**) afecta a la lámina externa de apatito en algunas zonas de ésta, como es el margen labiado del ejemplar.

Figura 3.- Elemento S₁ de Gnathodontideos e Idiognathodontideos. Espécimen TZ2/4-1/835; escala gráfica = 200 micras. Numerosas fracturas (**dd**) pueden observarse afectando tanto a la cúspide, como a los denticulos, pero la fractura de la parte central del proceso “posterior” se debe a la manipulación del elemento para ser fotografiado para MEB (**fm**). Las fracturas de los denticulos, más romas, pueden deberse a procesos de alteración tafonómica, mientras que la del extremo distal del proceso “posterior” (**fe**), con bordes netos y agudos, pueda haberse producido durante la extracción del elemento.

Figura 4.- Elemento P₁ de *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY). Espécimen TZ2/4-2/343; escala gráfica = 200 micras. Fracturación de la lámina libre con pérdida de los denticulos por metodología empleada para la extracción del elemento (**fe**). Por la morfología y tipo de fractura (muy definida, concentrada y limpia) probablemente se deba o a la fracturación de la roca en campo mediante martillo o mediante prensa hidráulica en laboratorio para obtener fragmentos más pequeños de roca para una disolución más eficaz de la misma.

Figura 5.- Elemento P₁ de *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL). Espécimen ID1/1-1/2; escala gráfica = 200 micras. Fracturación por extracción (**fe**) del elemento conodontal ya que se encontraron las dos partes separadamente en la misma muestra y se unieron posteriormente. El ejemplar se encuentra recubierto por cristales de apatito con microtextura de recubrimiento irregular (MTRI).

Figura 6.- Elemento S₀ de *Hindeodus cristula* (YOUNGQUIST & MILLER). Espécimen Pc3377/5; escala gráfica = 100 micras. Se observa una familia de fracturas (**fe** o **dd**) que puede haberse producido como consecuencia de un esfuerzo puntual durante la fragmentación de la muestra mediante martillo (en campo) o prensa hidráulica (en laboratorio) para su posterior ataque químico. Los efectos de la disolución (**dis**) se reconocen como cavidades tipo hoyuelos en los denticulos, en la cúspide, en la parte basal de los procesos y en la cavidad basal. En los procesos se distinguen unas “paredes” correspondientes a las primeras fases de desarrollo de una microtextura de contramoldes incipiente (MTCM).

Figura 7.- Elemento P₁ de *Syncladognathus* spp. (HINDE) (elemento *Spathognathodus scitulus* s.f.). Espécimen ID1/1-1/3; escala gráfica = 200 micras. Las dos familias de fracturas que pueden observarse (una paralela al eje “antero-posterior”/dorso-ventral, y otra oblicua a éste) presentan unos bordes netos, limpios y bien marcados, sin evidencias de un mínimo desgaste, por lo que pueden ser indicativas de haberse producido por el ataque físico empleado en la extracción del elemento (**fe**).

Figura 8.- Elemento P₁ de *Mestognathus* spp. Espécimen AK1/3-2/2; escala gráfica = 200 micras. El elemento se encuentra fracturado con pérdida de la lámina “anterior” y parte de la plataforma (**dd**), producido probablemente durante la fase bioestratinómica, y sufre un importante grado de abrasión (**abr**) con redondeo tanto de los márgenes de la plataforma como de las fracturas. Además, la disolución ha avanzado a favor de las estructuras que más se han visto afectadas por la abrasión como son las crestas y surcos de la plataforma y los nódulos de la carena longitudinal (“Microtextura de disolución de la ornamentación” de BLANCO-FERRERA, 2011).

Figura 9.- Elemento P₁ de *Mestognathus* spp. Espécimen AK1/2/6; escala gráfica = 200 micras. Ejemplo de abrasión en el que el ejemplar, además de encontrarse fracturado con pérdida de parte del extremo “posterior” de la plataforma y del parapeto “interno” (**dd**), presenta márgenes y fracturas redondeados y relieves positivos disueltos.

Figuras 10-13.- Elemento P₁ de *Cavusgnathus unicornis* YOUNGQUIST & MILLER. fig. 10- espécimen Capa T/1, escala gráfica = 100 micras; fig. 11- detalle de la plataforma, escala gráfica = 80 micras.; fig. 12- detalle de la expansión de la cavidad basal con MTCM, escala gráfica = 80 micras; fig. 13- detalle de la MCTM, escala gráfica = 20 micras. **Disolución y Microtextura de contramoldes.** El surco medial de la plataforma es más marcado y profundo debido a la disolución (**dis**). Se observan además, sobrecrecimientos de cristales de apatito como la microtextura de contramoldes (MTCM) y la microtextura de cristales pequeños (MTCP) de BLANCO-FERRERA (2011) Y BLANCO-FERRERA & SANZ-LÓPEZ (2011) (Anexos XIVA, b, c) en la expansión de la cavidad basal y recubrimientos minerales entre la plataforma y la lámina “anterior” (**rm**).

Figura 14.- Elemento P₂ de *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL). Espécimen ID2/8-3/35; escala gráfica = 100 micras. Disolución de la cúspide y los denticulos evidenciada por las cavidades y hoyuelos que incluso afectan a la microestructura radial original (**dis**). Fracturas en la cúspide y los denticulos ortogonales a su longitud con pérdida de los ápices. También se observan fracturas (**dd**).

Figura 15.- Elemento P₁ de *Vogelgnathus campbelli* (REXROAD). Espécimen ID2/8-3/140; escala gráfica = 100 micras. El ejemplar, presenta diversas fracturas (**dd**), posiblemente por la metodología para su extracción, aunque una de las fracturas se debe a la manipulación del mismo (**fm**). Se observan además, hoyuelos y cavidades debido a la disolución (**dis**) tanto en los denticulos y cúspide como en el margen basal.

LÁMINA 12

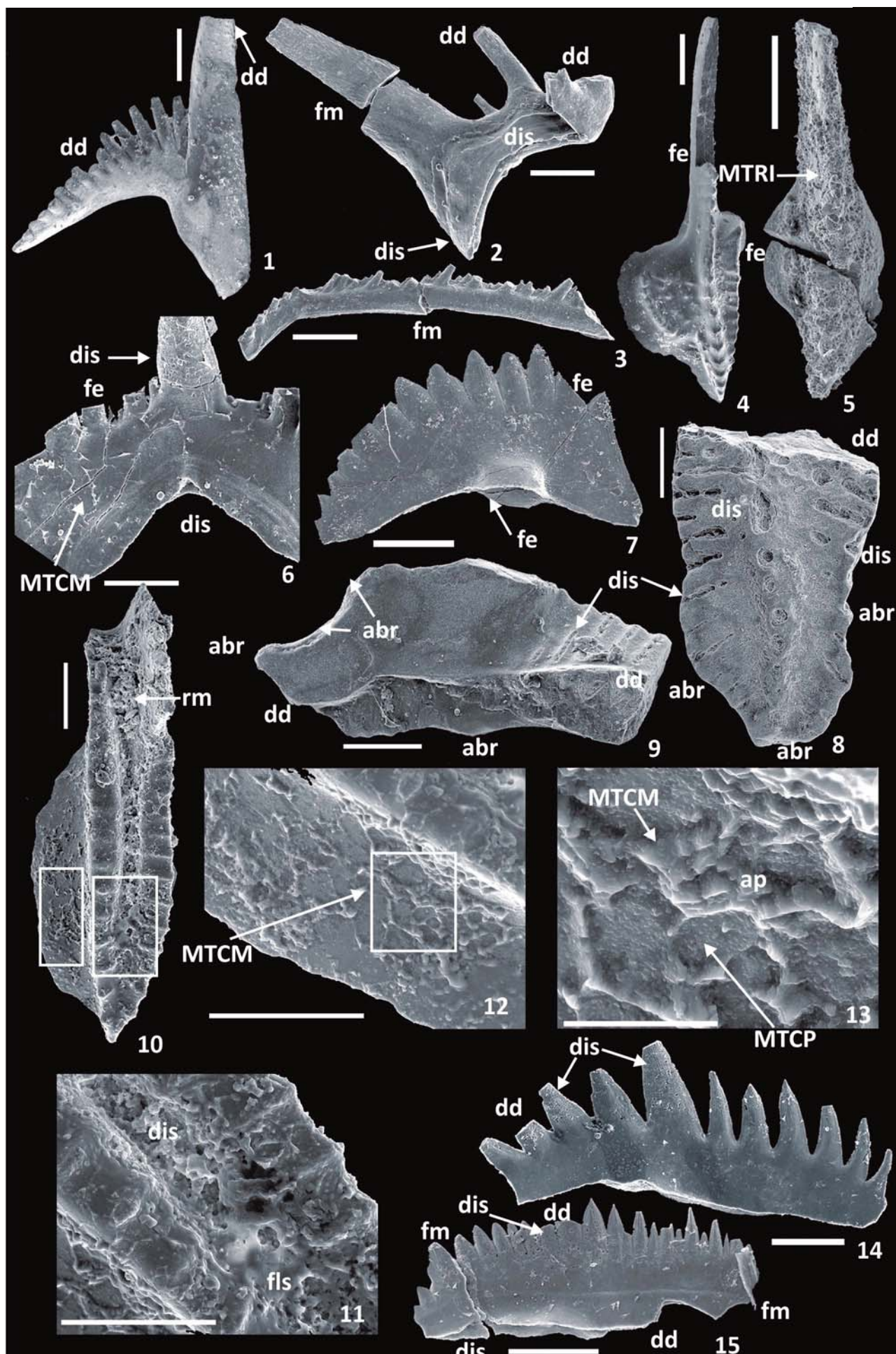


LÁMINA 13

Figuras 1-3.- Elemento P₁ de *Gnathodus girtyi girtyi* HASS. Fig. 1- espécimen TZ2/4-1/686; fig. 2- detalle de la plataforma; fig. 3- detalle del área de unión de la lámina libre y la carena. Escala gráfica de las tres figuras= 100 micras. Ejemplo de disolución (**dis**) a favor de estructuras negativas como son el surco adcarenal entre el parapeto “interno” y la plataforma, y surcos del parapeto “interno” (figs. 1, 2). En la Figura 3 se observa en el surco, entre el parapeto “interno” y donde se unen la lámina libre y la carena de la plataforma, un sobrecrecimiento de cristales de apatito correspondiente a la microtextura de recubrimiento irregular (**MTRI**) de BLANCO-FERRERA (2011) y BLANCO-FERRERA & SANZ-LÓPEZ (2011).

Figuras 4-8.- Elemento P₁ de “*Gnathodus*” *homopunctatus* ZIEGLER. Fig. 4- espécimen TZ2/4-1/567, escala gráfica = 100 micras; fig. 5- detalle de la lámina libre y la carena, escala gráfica = 70 micras, fig. 6- detalle de nódulo de la lámina libre, escala gráfica = 10 micras; fig. 7- detalle de diferentes microtexturas en la plataforma externa, escala gráfica = 30 micras; fig. 8- detalle de la microtextura de cristales grandes (MTCG) en la plataforma, y de la microtextura de cristales pequeños (MCP) y microtextura inalterada (MTI), escala gráfica = 10 micras. Ejemplar en el que se observa un estado de disolución avanzado de los denticulos de la lámina libre (**dis**). La disposición oblicua de los cristales de apatito respecto de los márgenes de cada lámina en las zonas de relieve (BURNETT & HALL, 1992) podría permitir que los fluidos penetrasen más fácilmente que en las zonas planas de la plataforma donde los cristales se disponen perpendiculares a los márgenes de las láminas. En estos nódulos y denticulos se observan grandes espacios entre las distintas láminas de apatito (Figs. 4-6). La plataforma del ejemplar se encuentra recubierta por distintos tipos de microtexturas (BLANCO-FERRERA, 2011; BLANCO-FERRERA & SANZ-LÓPEZ, 2011; BLANCO-FERRERA & SANZ-LÓPEZ, 2012b): microtextura de cristales grandes (**MTCG**), entre las que se pueden reconocer dos subtipos, la microtextura de cristales grandes de tipo columnar (**MTCGC**) y en bloque o de tipo “blocky” (**MTCGB**), y microtextura de cristales pequeños (**MTCP**) (Figs. 7, 8). Hay zonas circulares no recubiertas por los cristales donde se observa la microtextura lisa original (**MTI**) correspondiente a lámina externa de apatito (Fig. 8). Se observan también, una serie de fracturas (**dd**) en la parte “anterior” de la plataforma y en la zona de unión de la lámina libre y la plataforma.

Figura 9.- Elemento ζS_0 ? de *Syncladognathus libratus* (VARKER). Espécimen ID2/8-2/75; escala gráfica = 100 micras. Elementos S de syncladognátidos con cavidades de disolución (**dis**) entre los denticulos. En los denticulos y la cúspide los efectos de la disolución se observan como cavidades, hoyuelos y cavidades tubulares. Las fracturas tanto de la cúspide y denticulos como de los procesos son, por lo general, perpendiculares a su eje de mayor longitud (**dd**).

Figura 10.- Elemento S de *Syncladognathus* spp (*Apatognathus?* *petila* s.f.). Espécimen ID1/5-2/1; escala gráfica = 100 micras. Disolución (**dis**) y fracturación (**dd**). La cúspide, denticulos, margen basal de los procesos y cavidad basal presentan cavidades y superficies rugosas o corroídas debido a la disolución (**dis**). En la superficie fracturada del proceso “posterior”, puede observarse como la disolución se ha producido a favor de las láminas.

Figuras 11-13.- Elemento P₁ de *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY). Fig. 11- espécimen TZ2/4-1/779, escala gráfica = 100 micras; fig. 12- detalle de la lámina libre, escala gráfica = 100 micras; fig. 13- detalle de la plataforma “externa”, escala gráfica = 60 micras en ambas figuras. Disolución (**dis**) a favor de las láminas de apatito de la lámina libre. Sobrecrecimiento de cristales de apatito autigénico como microtextura de contramoldes (**MTCM**) y de recubrimiento irregular (**MTRI**).

Figuras 14-16.- Elemento S_{3/4} de *Idioproniodus* spp. Fig. 14- espécimen Pc2402/91, escala gráfica = 200 micras; figs. 15, 16- detalle de la cúspide, escala gráfica = 100 micras en ambas figuras. Disolución de las distintas láminas de apatito (**dis**). Se puede observar la microestructura fibrosa (**mf**) de las láminas de apatito (**la**), típica de *Idioproniodus*, y el progreso de la disolución, primero presentándose como pequeñas cavidades y hoyuelos (Fig. 15) que aumentan su tamaño y se expanden mostrando incluso la lámina inferior (**lb**) de apatito aún sin disolver (Fig. 16). El ejemplar también se encuentra fracturado (**dd**), y por el aspecto desgastado de las fracturas, podría haber ocurrido durante la etapa bioestratinómica. La cavidad basal presenta un escaso relleno de óxidos de hierro (**rc**).

LÁMINA 13

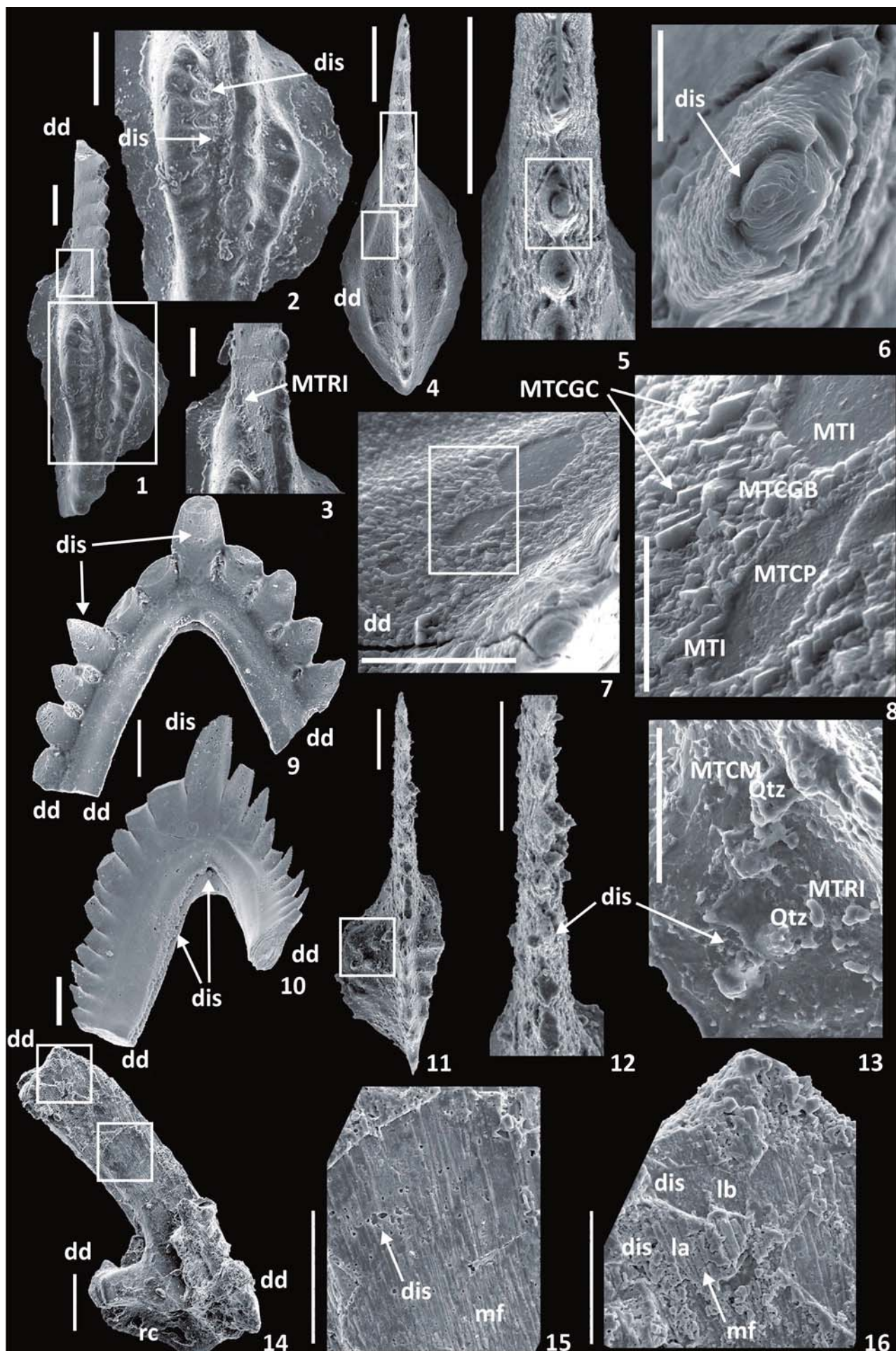


LÁMINA 14

Figuras 1-4.- Elemento P_1 de *Gnathodus bilineatus* ssp.. Fig. 1- espécimen AK1/7-2/1, escala gráfica = 100 micras; fig. 2- detalle de la plataforma del elemento, escala gráfica = 100 micras; fig. 3- detalle de una cavidad basal, escala gráfica = 30 micras; fig. 4- detalle de una cavidad basal, escala gráfica = 20 micras. La plataforma y la lámina libre están completamente perforadas, observándose cavidades pseudorregulares debidas a bioerosión. La disolución ha progresado a favor de estas cavidades (Anexos XIIIa, b).

Figuras 5, 6.- Elemento P_1 de *Hindeodus cristula* (YOUNGQUIST & MILLER). Fig. 5- espécimen Capa T/8, escala gráfica = 100 micras; fig. 6- espécimen Capa T/8, escala gráfica = 80 micras. Ejemplar con sobrecrecimiento de cristales de apatito con microtextura de contramoldes (**MTCM**), observándose en algunos casos los fantasmas de cristales que se encontraban sobre el elemento, y también microtextura de recubrimiento irregular (**MTRI**). La cavidad basal también se encuentra tapizada por la microtextura de recubrimiento irregular.

Figuras 7, 8.- Elemento P_1 de *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL). Fig. 7- espécimen TZ2/4-1/401, escala gráfica = 100 micras; fig. 8- detalle de la plataforma, escala gráfica = 90 micras. Sobrecrecimiento de apatito autigénico con microtextura de recubrimiento irregular (**MTRI**) de SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA (2012b) con formación de rosetas en los nódulos de la carena.

Figuras 9-11.- Elemento P_2 de *Gnathodus girtyi* HASS. Fig. 9- espécimen TZ2/4-1/796, escala gráfica = 100 micras; fig. 10- detalle de la parte de barra del proceso “posterior”; escala gráfica = 30 micras; fig. 11- detalle de la superficie de la cúspide; escala gráfica = 40 micras. En el ejemplar se observan: (1) fracturas ortogonales al eje de mayor longitud de los dentículos y al del proceso “anterior” (**dd**), (2) cavidades producidas por disolución del apatito (**dis**) en la zona “basal” del elemento, en la cúspide y en los dentículos; (3) microtextura de recubrimiento irregular (**MTRI**) y (4) microtextura de contramoldes (**MTCM**) (SANZ-LÓPEZ & BLANCO-FERRERA, 2012b). En las superficies del área apical de la cúspide y los dentículos no recubiertas por las microtexturas se distingue la microestructura estriada original.

LÁMINA 14

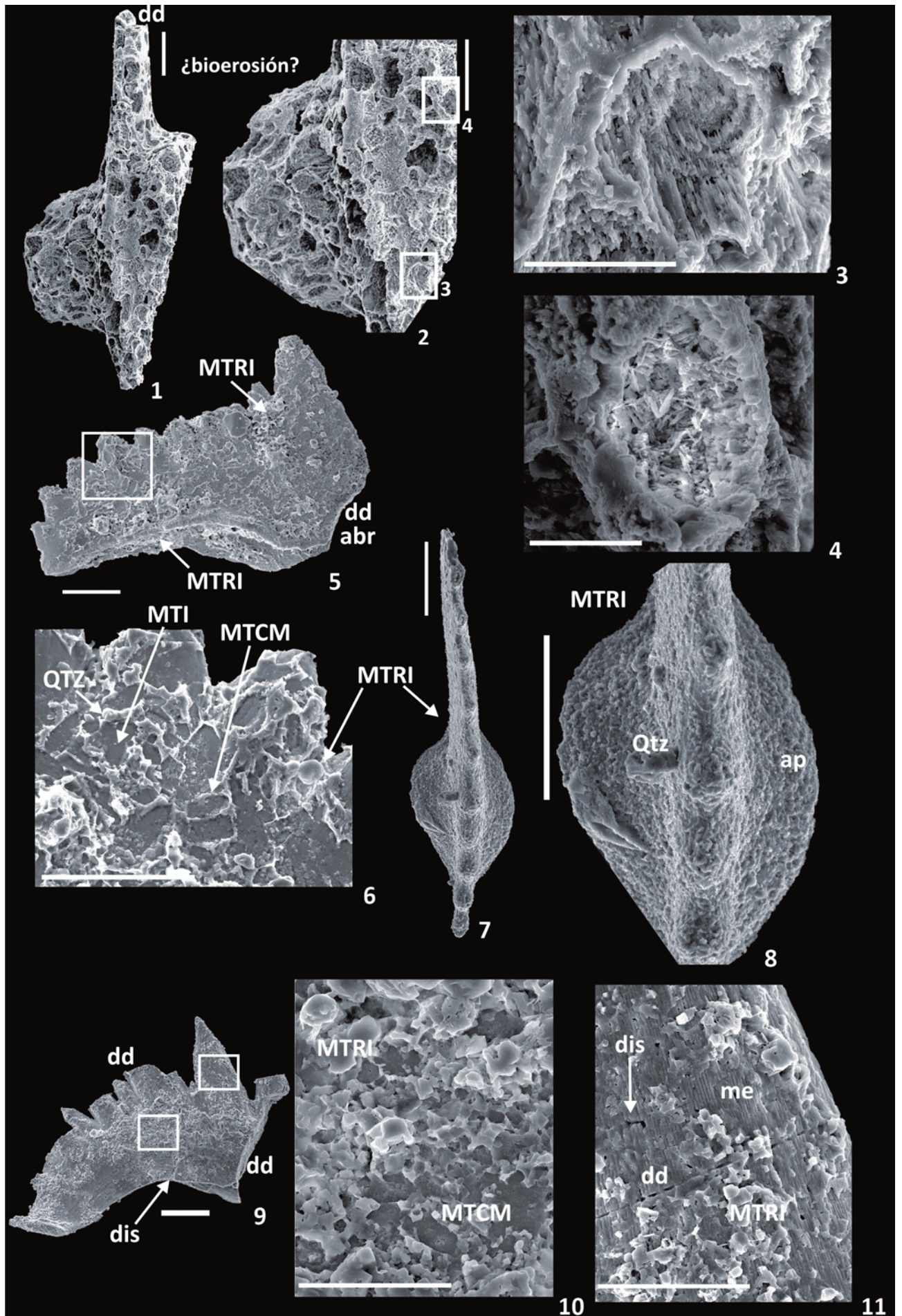


LÁMINA 15

Figuras 1-3.- Elemento P_1 de *Gnathodus bilineatus* ssp. 1. Fig. 1- espécimen Pc2402/257, escala gráfica = 100 micras; Fig. 2- detalle de la plataforma “externa”, escala gráfica = 100 micras; Fig. 3- detalle de la figura anterior, escala gráfica = 40 micras. Ejemplar en el que se observa la microtextura de contramoldes incipiente (**MTCM**) y la microtextura de recubrimiento irregular (**MTRI**) (Anexos XVa, b).

Figuras 4-6.- Elemento P_1 de *Idioprioniodus claviger* (ROUNDY). Fig. 4- espécimen Pc2402/2, escala gráfica = 400 micras; Fig. 5- detalle de los denticulos escala gráfica = 100 micras; Fig. 6- detalle de la figura anterior, escala gráfica = 40 micras. Microtextura en contramoldes (**MTCM**) más evolucionada que en el ejemplar anterior (Anexos XIIa, b). Entre las paredes de apatito de los contramoldes, se observa la microtextura inalterada (**MTI**), que es la microestructura fibrosa (**mf**) típica de *Idioprioniodus*.

Figuras 7-9.- Elemento juvenil de tipo P_1 de *Lochriea commutata* (BRANSON MEHL). Fig. 7- espécimen Capa N/1, escala gráfica = 100 micras; Fig. 8- detalle de la plataforma, escala gráfica = 100 micras; Fig. 9- detalle de la parte “anterior” de la plataforma “externa”, escala gráfica = 20 micras. La lámina libre del elemento se encuentra ligeramente plegada en su extremo “anterior” (**dc**) y algunos denticulos presentan disolución, observándose, las diferentes láminas de apatito que los componen. La plataforma se encuentra recubierta por la microtextura de cristales pequeños (**MTCP**) (Anexo XVII).

Figura 10.- Elemento P_1 de *Mestognathus bipluti* HIGGINS. Especimen AK1/3-1/3; escala gráfica = 200 micras. Recubrimientos minerales de arcilla (illita) y óxidos de hierro (**rma**), y feldespato potásico (**rmb**).

Figuras 11, 12.- Elemento P_1 de *Palmatolepis* sp.. Fig. 11- espécimen AK1/7-1/26; fig. 12- detalle de la plataforma del elemento, escala gráfica = 100 micras en ambas figuras. Ejemplar reelaborado (corresponde a un taxón del Devónico), que presenta un sobrecrecimiento de cristales de apatito autigénico con microtextura de cristales grandes de varios tipos: columnares (**MTCGC**) en el área de la plataforma próxima a los nódulos de la carena, denticulares (**MTCGD**) en la zona de los nódulos de la carena, por la morfología pseudohehexagonal de los cristales, y en bloque o de tipo “blocky” (**MTCGB**) desde la parte media de la plataforma hacia sus márgenes (BLANCO-FERRERA, 2011; BLANCO-FERRERA & SANZ-LÓPEZ 2012b).

Figura 13.- Elemento P_1 posiblemente de *Polygnathus* sp..Especimen Pc2776/1; escala gráfica = 100 micras. Elemento reelaborado perteneciente a un taxón del Devónico.

LÁMINA 15

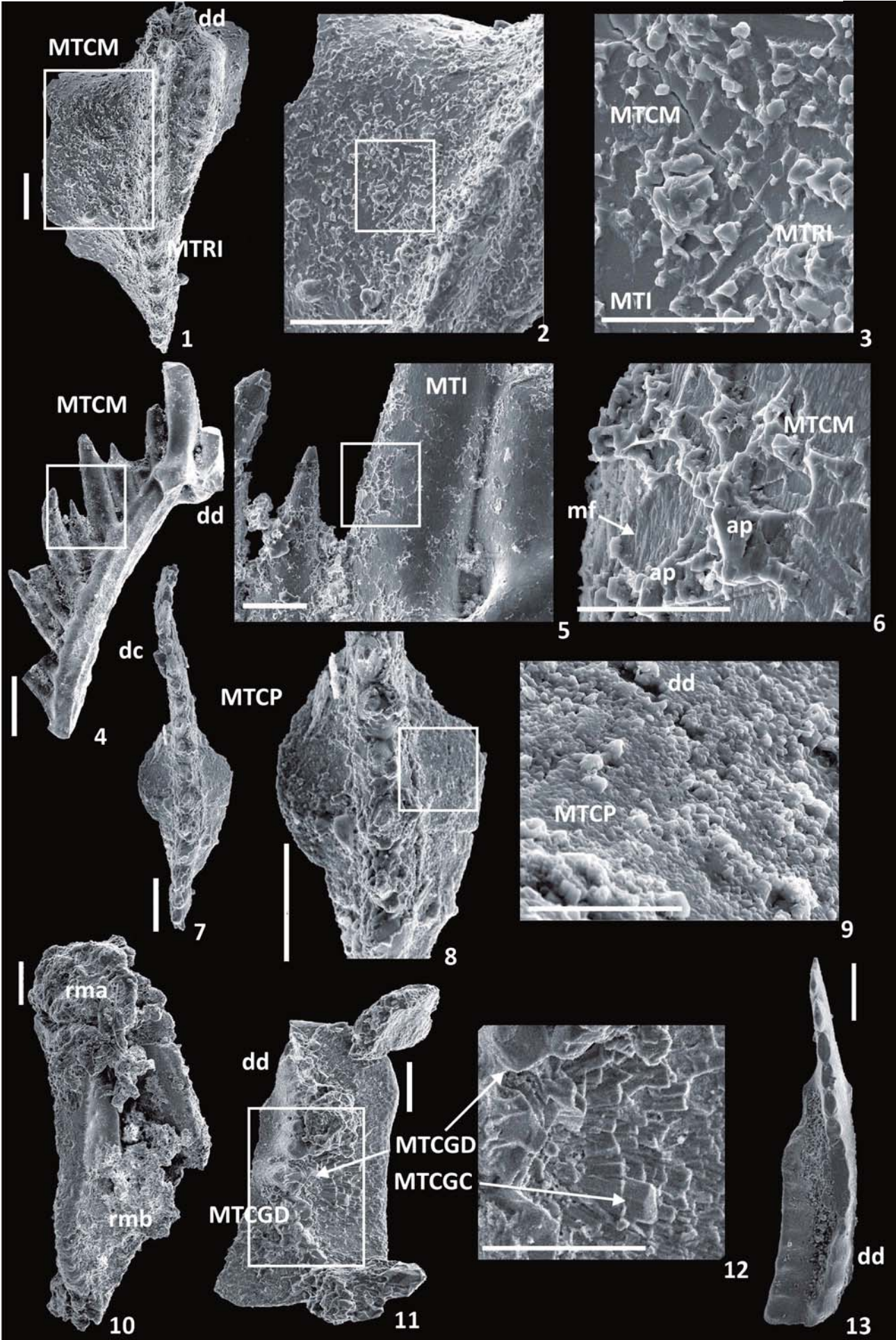


LÁMINA 16

Ejemplares de la Formación Tizra (Meseta Central). CAI 2,5-3.

Serie ontogenética de diversos taxones de conodontos con distintos tipos de morfología en los que se observan las variaciones en el color de los elementos conodontos en función del estadio ontogenético. Las formas adultas a gerontes (Figs. 1, 2, 6, 7, 10, 16) presentan colores marrones oscuros, casi negros debido a un número mayor de láminas de apatito y de materia orgánica, que podrían indicar valores de CAI de 4 a 4,5. En cambio, las formas juveniles (Figs. 5, 9, 13, 14, 18) tienen un color marrón claro a ambarino translúcido por estar compuestas por un menor número de láminas de apatito, pudiendo indicar valores de 1-1,5, según el elemento y la morfología. En los estadios intermedios, entre adultos y juveniles (Figs. 3, 4, 8, 11, 12, 17), se observan colores marrones claros medios, con valores de CAI de 2,5 a 3.

Figuras 1-5.- Serie ontogenética del elemento P_1 de *Idioprioniodus claviger* (ROUNDY); elemento ramiforme digirado. Fig. 1-espécimen TZ2/4-1/1, ejemplar geronte; fig. 2- espécimen TZ2/4-2/19, ejemplar adulto; fig. 3-espécimen TZ2/4-1/29, ejemplar adulto/juvenil; fig. 4-espécimen TZ2/4-1/34, ejemplar juvenil/adulto; fig. 5-espécimen, TZ2/4-2/44, ejemplar juvenil. En los elementos ramiformes es conveniente evaluar el CAI en las partes más finas del elemento, como los márgenes de los procesos porque como se observa en las distintas figuras en las partes más robustas el color es mucho más oscuro.

Figuras 6-9.- Serie ontogenética del elemento P_1 de *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL); elemento pectiniforme carminiescafado. Fig. 6-espécimen TZ2/4-1/233, ejemplar geronte; fig. 7- espécimen TZ2/4-1/250, ejemplar adulto; fig. 8-espécimen TZ2/4-1/259, ejemplar adulto/juvenil; fig. 9-espécimen TZ2/4-1/399, ejemplar juvenil. La morfología y la ausencia de ornamentación en este tipo de elemento lo convierten en uno de los mejores de las colecciones de Marruecos para evaluar el CAI, debido a que el color es uniforme en gran parte de la plataforma excepto en la carena.

Figuras 10-14.- Serie ontogenética del elemento P_1 de *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY); elemento pectiniforme carminiescafado. Fig. 10-espécimen TZ2/4-1/719, ejemplar geronte; fig. 11- espécimen TZ2/4-1/729, ejemplar adulto; fig. 12-espécimen TZ2/4-1/745, ejemplar adulto/juvenil; fig. 13-espécimen TZ2/4-1/750, ejemplar juvenil/adulto; fig. 14-espécimen TZ2/4-1/779, ejemplar juvenil. En este tipo de elementos, con la plataforma ornamentada se puede observar que incluso se producen variaciones de color dentro del mismo elemento. El parapeto “interno” al ser más robusto presenta colores más oscuros que la plataforma “externa” y, dentro de esta última, las áreas ornamentadas son más oscuras que las sin ornamentar y más finas, como los márgenes de la plataforma o las áreas entre nódulos.

Figura 15.- Ejemplar adulto de elemento P_1 de *Mestognathus bipluti* HIGGINS; elemento pectiniforme carminiplanado. Espécimen TZ2/4-1/864, ejemplar adulto a geronte. Este tipo de elementos P_1 son muy robustos, con muchas láminas de apatito que pueden alcanzar hasta los 2 mm en las colecciones de Marruecos. Debido a esto, presenta valores de CAI de 4 a 4,5, por lo que no es conveniente determinar el CAI en estos elementos a no ser que se encuentren representados todos los estadios ontogenéticos para observar la variación de color de un estadio a otro.

Figuras 16-18.- Serie ontogenética del elemento S_3 , vicariante de Gnathodontideos e Idiognathodontideos (de este último grupo en función de la edad del material); elemento ramiforme bipennado. Fig. 16-espécimen TZ2/4-1/836, ejemplar adulto; fig. 17- espécimen TZ2/4-1/839, ejemplar adulto; fig. 18-espécimen TZ2/4-1/840, ejemplar juvenil. Son elementos ramiformes bipennados y como en el caso de los digirados, el CAI debe evaluarse en las partes más finas.

LÁMINA 16



LÁMINA 17

Ejemplares de la Formación Akerchi (Meseta Central). CAI 3-3,5.

Ejemplos de CAI anómalos. Estos ejemplares proceden de calizas y calizas arenosas que representan medios someros a muy someros dentro de la plataforma. Las cinco primeras figuras muestran un color gris (Figs. 2, 3) o variaciones de color en el mismo elemento (Figs. 1, 4, 5), donde se observan tonos marrones muy oscuros o marrones oscuros a claros con otras zonas grisáceas. Según SARMIENTO & GARCÍA-LÓPEZ (1996) esto puede ser debido a meteorización (posiblemente en el caso de las Figuras 2 y 3) o a soluciones salinas de baja temperatura (como puede ser el caso de las Figuras 1, 4, 5). Estas variaciones de color son comunes en los ejemplares de la Fm Akerchi. En los elementos en los que se puede evaluar el CAI, como en las zonas más finas de la plataforma “externa” de los ejemplares de las Figuras 4 y 5, o en los ejemplares de las Figuras 6 y 7, el color marrón medio a marrón medio/oscuro con tonos rojizos podría ser indicativo de valores de 3-3,5. En todo caso, no se puede determinar de forma definitiva el valor CAI, porque los tonos grisáceos pueden enmascarar el color original, así como por el escaso número de ejemplares.

Figura 1.- Elemento P₁ de *Mestognathus* spp., elemento pectiniforme carminiplanado. Espécimen AK1/2/6, ejemplar adulto. De color marrón oscuro casi negro con un tono grisáceo en el extremo de la plataforma.

Figura 2.- Elemento P₁ de *Gnathodus bilineatus* ssp.; elemento pectiniforme carminiescafado. Espécimen AK1/3-2/1, ejemplar adulto. Ejemplar de color gris y mate. CAI anómalo.

Figura 3.- Elemento P₁ de *Gnathodus pseudosemiglaber* THOMPSON & FELLOWS, pectiniforme carminiescafado. Espécimen AK1/4-1/2, ejemplar adulto. Ejemplar de color gris y mate. CAI anómalo.

Figuras 4, 5.- Elementos P₁ de *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY), pectiniformes carminiescafados. Fig. 4-espécimen AK1/7-2/2, ejemplar adulto; fig. 5-espécimen Pc2769/1, ejemplar adulto. Plataformas “externas” de color marrón claro-medio en las partes más finas a marrón oscuro en las zonas ornamentadas y parapetos “internos” de color marrón oscuro con tonos grisáceos. Posible valor CAI de 3-3,5.

Figura 6.- Elemento P₁ de *Hindeodus cristula* (YOUNGQUIST & MILLER), pectiniforme carminado. Espécimen Pc2769/4, ejemplar adulto. Posible valor CAI de 3-3,5.

Figura 7.- Elemento S de *Syncladognathus* spp., ramiforme bipennado/¿digirado?. Espécimen Pc2769/7, ejemplar adulto. Posible valor CAI de 3-3,5.

Ejemplares de la Formación Idmarrach (Meseta Central). CAI 3-3,5.

Se ilustran tanto formas adultas (Figs. 8, 10, 15) como formas juveniles (Figs. 9, 11, 16) de diversos taxones de tipo pectiniforme y de distintos tamaños para evidenciar la variación de color entre uno y otro estadio. Las formas adultas presentan colores marrones oscuros con tonalidades rojizas (CAI 3-4), mientras que las juveniles son de color marrón claro lechoso, con ciertos tonos rojizos (CAI 2-2,5). Se ilustra también la serie ontogenética de los elementos P₁ de “*Gnathodus*” *homopunctatus*. En todo caso, incluso en formas juveniles, los colores son más oscuros y menos transparentes en las formas juveniles, que los elementos de la Fm Tizra. El valor del CAI de las asociaciones de conodontos de esta formación es de 3-3,5.

Figuras 8, 9.- Elementos P₁ de *Gnathodus bilineatus bilineatus* (ROUNDY), pectiniforme carminiescafado. Fig. 8-espécimen ID2/8-2/64, ejemplar adulto; fig. 9-espécimen ID2/8-3/118, ejemplar juvenil. Ejemplares con parapeto “interno” y plataforma “externa” ornamentada. Se observan las diferencias de color entre formas adultas y juveniles.

Figuras 10, 11.- Elementos P₁ de *Lochriea commutata* (BRANSON & MEHL), pectiniformes carminiescafados. Fig. 10-espécimen ID2/8-3/9, ejemplar adulto; fig. 11-espécimen ID2/8-3/23, ejemplar juvenil. Ejemplares sin ornamentación en la plataforma “externa”. La forma adulta y juvenil presentan distinto color, pero el hecho que la plataforma “externa” carezca de ornamentación facilita la evaluación del valor CAI en este tipo de elemento.

Figuras 12-14.- Elementos P₁ de “*Gnathodus*” *homopunctatus* ZIEGLER, pectiniformes carminiescafados. Fig. 12-espécimen ID2/8-3/93, ejemplar adulto; fig. 13-espécimen ID2/8-3/99, ejemplar adulto/juvenil; fig. 14-espécimen

ID2/8-3/110, ejemplar juvenil. La forma adulta a geronte es de color marrón oscuro a marrón medio en algunos puntos de la plataforma, mientras que la forma juvenil es de color marrón claro lechoso y menos transparente que los juveniles de la Fm Tizra. La forma intermedia (Fig. 13) presenta un color marrón claro a medio, excepto en la zona ornamentada que es oscuro, con ciertos tonos rojizos.

Figuras 15, 16.- Elementos P_1 de *Vogelgnathus campbelli* (REXROAD), pectiniformes carminados. Fig. 15-espécimen ID2/8-3/142, ejemplar adulto; fig. 16-espécimen ID2/8-3/143, ejemplar juvenil. Estos elementos P_1 son más pequeños, incluso formas adultas, que los de cualquier otro taxón. Debido a esto, las formas adultas tienen colores similares a los de las formas adultas/juveniles de otros taxones y los de las formas juveniles pueden ser ligeramente más claros y translúcidos que los de los juveniles de otros taxones.

Ejemplares de la Formación Tirhela. CAI 3-3,5.

La Fm Tirhela presenta una sucesión estratigráfica muy similar a la de la parte superior de la Fm Idmarrach, con la que se correlaciona, reconociéndose también el límite Serpujoviense-Bashkiriense (Misisípico-Pensilvánico) el cual se identifica por el inicio de una sedimentación continental deltaica caracterizada por conglomerados y areniscas de color rojizo entre los que se intercalan calizas bioclásticas depositadas en los períodos más estables tectónicamente. En la Fm Tirhela, la sedimentación relacionada con este límite se refleja desde la mitad de la sección de Tirhela, a diferencia de la Fm Idmarrach, donde se reconoce a techo de la sección de Idmarrach 2, por lo que se encuentra más desarrollada en la primera formación. Esta influencia continental se ve reflejada en los conodontos porque muchos de ellos presentan tonos rojizos, relacionados con la tinción por fluidos ricos en hierro, produciendo una ligera hematitización de los elementos conodontales. Aunque algunos ejemplares se encuentran teñidos, especialmente los de la parte media a superior de la sección, el CAI puede ser evaluado en determinadas zonas de los ejemplares donde no se observan esas tonalidades, o en ejemplares que no presentan hematitización, determinándose unos posibles valores de CAI de 3-3,5.

Figura 17.- Elemento S de *Kladognathus* spp., ramiforme bipennado. Espécimen Pc3372/2, ejemplar adulto. Color marrón oscuro en gran parte del elemento a medio en el proceso “posterior”.

Figuras 18, 19.- Elementos P_1 de *Hindeodus cristula* (YOUNGQUIST & MILLER), ramiformes carminados. Fig. 18-espécimen Pc3377/3, ejemplar adulto; fig. 19-espécimen Pc3377/4, ejemplar juvenil. El ejemplar adulto presenta un color marrón medio con tonos rojizos debido a que se encuentra hematitizado, mientras que el juvenil es de color marrón claro lechoso a medio, con algunas áreas ligeramente teñidas de rojo por el mismo proceso.

Ejemplares de la Formación Ouarkziz (Cuenca de Tindouf). CAI 1,5.

El valor CAI de los elementos conodontales de esta formación es bajo, debido a que incluso las formas adultas de elementos P_1 (Fig. 20) tienen colores marrones claros a medios, manteniéndose translúcidos en las áreas más finas del elemento, por lo que se les ha asignado un valor CAI de 1,5.

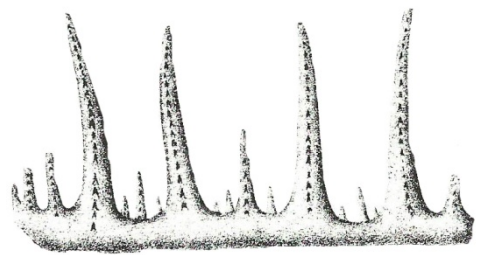
Figura 20.- Elemento P_1 de *Cavusgnathus unicornis* YOUNGQUIST & MILLER, pectiniforme carminiescafo. Espécimen Capa T/1, ejemplar adulto.

Figura 21.- Elemento P_1 de *Hindeodus cristula* (YOUNGQUIST & MILLER), pectiniforme carminado. Espécimen Capa T/8, ejemplar adulto.

LÁMINA 17



ANEXOS



Centrodus duplicatus PANDER (1856,
p. 31, Tab. 2A, fig. 7)

Especie multielemental		Elemento	Especie morfo taxonómica	ANEXO I: TIZRA																	
				Tizra 3						Tizra 4						Tizra 2					
				TZ3/3-1			TZ3/5-1			TZ4/1-1			TZ4/4-1			TZ2/1-3			TZ2/2-3		
				S	D	F	S	D	F	S	D	F	S	D	F	S	D	F	S	D	F
Idiopriionodus claviger Idiopriionodus conjunctus	P ₁	Geniculatus claviger s.f.	1																		
	S ₂	Ligonadina levingtonensis s.f.																			
	P ₁	Lonchodina ponderosa s.f.																			
	P ₂	Lonchodina clarki s.f.																			
	M	Neopriionodus conjunctus s.f.																			
Idiopriionodus spp.	S ₀	Hibbardella subacada s.f.																			
	S _{1a}	Metalonchodina bidentata s.f.																			
	S _{1b}	Metalonchodina multidentata s.f.																			
	S ₃₋₄	Ligonadina typa s.f.																			
	Fragmentos																				
Kladognathus macrodentata	S	Hindeodella undata s.f.																			
	P ₁ -P ₂	Magnilaterella contraria s.f.																			
	P ₁ -P ₂	Magnilaterella robusta s.f.																			
	P ₁ -P ₂	Magnilaterella s.f. spp.																			
	M	Neopriionodus peracutus s.f.																			
Kladognathus spp.	M	Neopriionodus scitulus s.f.																			
	M	Neopriionodus s.f. spp.																			
	S ₀	Hibbardella milleri s.f.																			
	S	Ligonadina levis s.f.																			
	S	Ligonadina tenuis s.f.																			
Hindeodius cristula	S	Ligonadina s.f. spp.	1																		
	S ("Sp")	Falcodus ? alatoides s. f.																			
	Hindeodius spp.																				
	P ₁																				
	Carusgnathus spp.																				
Gnathodus bilineatus bilineatus	S	Hindeodella tenuis s.f.																			
	P ₁																				
	Gnathodus bilineatus ssp. 1																				
	P ₁	Gnathodus bilineatus ssp. 2																			
	P ₁	Gnathodus bilineatus ssp. 3																			
Gnathodus bilineatus ssp. 3	P ₁																				
	P ₁																				
	P ₁																				
	P ₁	Ozarkodina delicatula s.f.																			
	P ₂																				
Gnathodus bilineatus ssp.	P ₁																				
	P ₁	Gnathodus girtyi girtyi																			
	P ₁	Gnathodus girtyi intermedius																			
	P ₁	Gnathodus girtyi soniae																			
	P ₁	Gnathodus girtyi sspp.																			
Elementos vicariantes gnatdodontideos	P ₁	"Gnathodus" homopunctatus																			
	P ₂	G. praebilineatus trans. G. bilineatus																			
	P ₁	Gnathodus spp.																			
	P ₁																				
	P ₁	Synpriionadina microdentata s.f.																			
Elementos vicariantes gnatdodontideos	M	Hibbardella acuta s.f.																			
	S ₀	Hibbardella uncata s.f.																			
	S ₁	Hindeodella simplex s.f.																			
	S ₂	Hindeodella ibergensis s.f.																			
	S ₃	Hindeodella ibergensis s.f.																			
Mestognathus bipoliti	S ₄	Hindeodella ibergensis s.f.																			
	P ₁																				
	P ₁	Spathognathodus commutatus s.f.																			
	P ₂	Subbryantodus subaequalis s.f.																			
	P ₂	Neopriionodus singularis s.f.																			
Lochriea commutata	M	Hibbardella pennata s.f.																			
	S ₀	Hindeodella germana s.f.																			
	S ₁ -S ₄																				
	P ₁																				
	P ₁	Spathognathodus campbelli s.f.																			
Fragmentos	P ₁	Spathognathodus scitulus s.f.																			
	P ₁																				
	P ₁																				
	P ₁																				
	P ₁																				
Elementos P																					
Elementos S																					
Datos generales																					
Laboratorio																					

[illegible]

ANEXO II: AKERCHI																													
Especie multielemental	Elemento	Especie morfo taxonómica	Akerchi 1																								Akerchi 2		
			AK1/2		AK1/3-1			AK1/3-2			AK1/3-3			AK1/4-1			AK1/7-1			AK1/7-2			AK2/1						
			S	D	F	S	D	F	S	D	F	S	D	F	S	D	F	S	D	F	S	D	F	S	D	F	S	D	F
<i>Idiopriodontus claviger</i> <i>Idiopriodontus</i> spp. <i>K. tenuis/complectens</i>	P ₁	<i>Geniculatus claviger</i> s.f.																											
	Fragmentos																												
	P ₁ -P ₂ P ₁ -P ₂	<i>Magnilaterella robusta</i> s.f. <i>Magnilaterella</i> s.f. spp.																											
	M S ₀	<i>Neopriodontus</i> s.f. spp. <i>Hibbardella milleri</i> s.f.																											
	P ₁ S ("Sb")	<i>Spathognathodus cristula</i> s.f. <i>Falcodus ? alatoides</i> s.f.																											1
<i>Cavusgnathus navicula?</i> <i>Cavusgnathus</i> spp.	P ₁																												
	P ₁ P ₂ S	<i>Ozarkodina compressa</i> s.f. <i>Hindeodella tenuis</i> s.f.																											
	P ₁																												
	P ₁																												
	P ₁																												
<i>Gnathodus</i> spp. <i>Mestognathus bipoliti</i> <i>Mestognathus</i> spp. <i>Lochireia commutata</i>	P ₁																												
	P ₁																												
	P ₁																												
	P ₁																												
	P ₁																												
<i>Synclydognathus</i> spp.	P ₁	<i>Spathognathodus commutatus</i> s.f. <i>Spathognathodus scutulus</i> s.f.																											
	P ₁ S	<i>Apatognathus ? petila</i> s.f.																											
	S	<i>Apatognathus ?</i> spp. s.f.																											
Fragmentos Elementos P Elementos S Varios																													
Datos generales																													
Total ejemplares sinestrales, dextrales y fragmentos			1	1	1	0	0	2	0	1	2	0	0	1	2	2	1	3	4	7	3	1	0	0	1	0	1	0	
Total ejemplares			7			7			7			7			2			8			76			16			3		
Laboratorio																													
Material tratado (gramos)			2828,1			3253,2			2983,5			2968,6			2296,8			6344,1			2617,2			2466,9					
Residuo sólido insoluble (gramos)			133,7			135,1			169			98,3			82			524,2			168,2			283,1					
Conodontos/ kg			2,475			2,151			2,346			0,673			3,483			11,979			6,113			1,216					

ANEXO II: AKERCHI (continuación)																													
Especie multielemental	Elemento	Especie morfotaxonomica	Akerchi 2																										
			Pc2769			Pc2770			AK2/6-1			AK2/6-2			AK2/6-4			Pc2775			AK2/8-2			Pc2776			AK2/8-4		
			S	D	F	S	D	F	S	D	F	S	D	F	S	D	F	S	D	F	S	D	F	S	D	F	S	D	F
<i>Idiapriodontus claviger</i>	P ₁	<i>Geniculatus claviger</i> s.f.						1																					
<i>K. tenuis/complectens</i>	Fragmentos																												
	P ₁ -P ₂	<i>Magnilaterella robusta</i> s.f.																											
	P ₁ -P ₂	<i>Magnilaterella</i> s.f. spp.	1																										
<i>Kladognathus</i> spp.	M	<i>Neopriodontus</i> s.f. spp.																											
	S ₀	<i>Hibbardella milleri</i> s.f.	1																										
	P ₁	<i>Spathognathodus cristula</i> s.f.	3																										
<i>Hindeodus cristula</i>	S ("Sb")	<i>Falcodus ? alatoides</i> s.f.	1																										
<i>Cavusgnathus navicula?</i>	P ₁																												
	P ₁																												
	P ₂	<i>Ozarkodina compressa</i> s.f.																											
<i>Cavusgnathus</i> spp.	S	<i>Hindeodella tenuis</i> s.f.																											
<i>Gnathodus bilineatus bilineatus</i>	P ₁		1																										
<i>Gnathodus bilineatus</i> spp.	P ₁		1																										
<i>Gnathodus girtyi girtyi</i>	P ₁		2	1		2																							
<i>Gnathodus pseudosemiglaber</i>	P ₁																												
<i>Gnathodus</i> spp.	P ₁																												
<i>Mestognathus bpluti</i>	P ₁																												
<i>Mestognathus</i> spp.	P ₁																												
<i>Lochireia commutata</i>	P ₁		1																										
<i>Synclydognathus</i> spp.	P ₁	<i>Spathognathodus commutatus</i> s.f.																											
	S	<i>Spathognathodus scitulus</i> s.f.																											
	S	<i>Apatognathus ? petila</i> s.f.																											
<i>Synclydognathus</i> spp.	S	<i>Apatognathus ?</i> spp. s.f.	1																										
Fragmentos																													
Elementos P			1			2																							
Elementos S			1			1																							
Varios			21			10																							
Datos generales																													
Total ejemplares sinestrales, dextrales y fragmentos			5	6	1	3	1	5	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0
Total ejemplares			37			22			1			2			3			1			4			13			7		
Laboratorio																													
Material tratado (gramos)	Residuo sólido insoluble (gramos)	Conodontos/ kg	6772,2			9490,2			2997			2617,2			2066,6			2825,5			2822,2			3539,2			2641,1		
			637,8			793,9			327,7			316,4			230,5			198,6			233,3			493,1			105,3		
			5,463			2,318			0,333			0,764			1,451			0,353			1,417			3,673			2,650		

ANEXO III: IDMARRACH																				
Especie multielemental	Elemento	Especie morfotaxonómica	Idmarrach 1															Idmarrach 2		
			ID1/1-1			ID1/1-2			Pc2318			ID1/5-2			ID1/5-3			ID2/8-2		
			S	D	F	S	D	F	S	D	F	S	D	F	S	D	F	S	D	F
Idioprioniodus spp.	P ₁	Lonchodina ponderosa s.f.													1					
	M	Neoprioniodus conjunctus s.f.													1					
	S _{1ß}	Metalonchodina multidentata s.f.													1					
	S ₃₋₄	Ligonodina typa s.f.																		
	Fragmentos		1																	
Kladognathus macrodentata	P ₁ -P ₂	Kladognathus macrodentata																1	1	
K. tenuis/complectens	P ₁ -P ₂	Magnilaterella clarkei s.f.																1		
	P ₁ -P ₂	Magnilaterella complectens s.f.																		
	P ₁ -P ₂	Magnilaterella contraria s.f.																		
Kladognathus spp.	M	Neoprioniodus peracutus s.f.													1			1		
	M	Neoprioniodus scitulus s.f.																1		
	M	Neoprioniodus s.f. spp.																1	3	
	S ₀	Hibbardella milleri s.f.																		
	S	Ligonodina levis s.f.																1		
	S	Ligonodina tenuis s.f.																1		
	S	Ligonodina s.f. spp.													1			1	9	
Hindeodus cristula	P ₁	Spathognathodus cristula s.f.																3	2	
	P ₂	Ozarkodina curvata s.f.																		
	M	Neoprioniodus camurus s.f.																		
	S ₀	Trichonodella imperfecta s.f.																		
	S ("Sb")	Falcodus ? alatoides s.f.																2		
	S ("Sc")	Hindeodella spp. s.f.																1		
Hindeodus spp.	P ₁																	1		
Cavusgnathus spp.	M	Neoprioniodus varians s.f.																		
	S	Hindeodella tenuis s.f.													1			1		
Gnathodus bilineatus bilineatus	P ₁														1			2		
Gnathodus bollandensis	P ₁														1			1		
Gnathodus bilineatus sspp.	P ₁																	1		
	P ₂	Ozarkodina delicatula s.f.																2		
Gnathodus girtyi girtyi	P ₁														1			4		
Gnathodus girtyi rhodesi	P ₁																			
Gnathodus girtyi meischneri ?	P ₁																			
"Gnathodus" homopunctatus	P ₁																	9	12	2
Gnathodus spp.	P ₁																		1	
Declinognathodus inaequalis	P ₁																	1	4	
Elementos vicariantes gnathodontideos e idiognathodontideos	M	Synprioniodina microdenta s.f.																1		
	S ₁	Hindeodella uncata s.f.																		
	S ₂	Hindeodella simplex s.f.																		
Mestognathus beckmanni ?	P ₁																	1		
Mestognathus bipluti	P ₁								2									1		
Mestognathus spp.	P ₁								2									1		
Mestognathus ? spp.	P ₂																	1		
Lochriea commutata	P ₁	Spathognathodus commutatus s.f.	2			1												17	11	4
	P ₂	Subbryantodus subaequalis s.f.																2	3	
	M	Neoprioniodus singularis s.f.																1	2	
	S ₀	Hibbardella pennata s.f.																		
	S ₂ -S ₄	Hindeodella germana s.f.																	1	
Vogelgnathus campbelli	P ₁	Spathognathodus campbelli s.f.													1			1		
Synclidognathus libratus	S(¿S ₀ ?)	Apatognathus ? librata s.f.																2		
Synclidognathus spp.	P ₁	Spathognathodus scitulus s.f.	1															2	1	
	P ₂	Ozarkodina laevipostica s.f.																		
	S	Apatognathus ? chaulioda s.f.																	1	
	S	Apatognathus ? cuspidata s.f.										1							3	
	S	Apatognathus ? petila s.f.										1							1	
	S	Apatognathus ? scalena s.f.													2				5	
	S	Apatognathus ? spp. s.f.													3				7	
Fragmentos																				
Elementos P															1			22		
Elementos S			8			1									1			48		
Varios			2												2			37		
Datos generales																				
Total ejemplares sinestrales, dextrales y fragmentos			0	3	1	0	1	0	0	4	0	0	0	0	4	9	1	53	47	16
Total ejemplares			14			2			4			2			23			242		
Laboratorio																				
Material tratado (gramos)			6111,9			2721,8			2455,2			3127,5			6498,2			11524,5		
Residuo sólido insoluble (gramos)			133,3			36,2			78,1			100,2			123,1			335,2		
Conodontos/kg			2,290			0,734			1,629			0,639			3,539			20,998		

ANEXO III: IDMARRACH (continuación)																				
Especie multielemental	Elemento	Especie morfotaxonómica	Idmarrach 2																	
			Pc2356			ID2/8-3			Pc2358			ID2/8-4			ID2/9			Pc2359		
			S	D	F	S	D	F	S	D	F	S	D	F	S	D	F	S	D	F
Idioproniodus spp.	P ₁	Lonchodina ponderosa s.f.																		
	M	Neoproniodus conjunctus s.f.																		
	S _{1B}	Metalonchodina multidentata s.f.																		
	S ₃₋₄	Ligonodina typa s.f.								1										
	Fragmentos																			
Kladognathus macrodentata	P ₁ -P ₂	Kladognathus macrodentata			2		1	4		1	1									
K. tenuis/compectens	P ₁ -P ₂	Magnilaterella clarkei s.f.	1		1		1	2												
	P ₁ -P ₂	Magnilaterella compectens s.f.					1													
	P ₁ -P ₂	Magnilaterella contraria s.f.					1													
Kladognathus spp.	M	Neoproniodus peracutus s.f.								2					2					
	M	Neoproniodus scitulus s.f.	1										1							
	M	Neoproniodus s.f. spp.	1				1													
	S ₀	Hibbardella milleri s.f.					1													
	S	Ligonodina levis s.f.																		
	S	Ligonodina tenuis s.f.						1												
	S	Ligonodina s.f. spp.			5		4	1	21		1	1				2				
Hindeodus cristula	P ₁	Spathognathodus cristula s.f.					3	1		1	1				1					
	P ₂	Ozarkodina curvata s.f.	1					1		1			1							
	M	Neoproniodus camurus s.f.					2	1					1							
	S ₀	Trichonodella imperfecta s.f.						1												
	S ("Sb")	Falcodus ? alatoides s.f.		1			1	1												
	S ("Sc")	Hindeodella spp. s.f.						2												
Hindeodus spp.	P ₁									2										
Cavusgnathus spp.	M	Neoproniodus varians s.f.																1		
	S	Hindeodella tenuis s.f.								1										
Gnathodus bilineatus bilineatus	P ₁			1			2	1												
Gnathodus bollandensis	P ₁						2	1					1	3						
Gnathodus bilineatus sspp.	P ₁										1									
	P ₂	Ozarkodina delicatula s.f.					1	3												
Gnathodus girtyi girtyi	P ₁						1													
Gnathodus girtyi rhodesi	P ₁																		1	
Gnathodus girtyi meischneri ?	P ₁						1	1												
"Gnathodus" homopunctatus	P ₁		1	4	2		12	11	4		2									
Gnathodus spp.	P ₁																			
Declinognathodus inaequalis	P ₁						1	1		1										
Elementos vicariantes gnathodontideos e idiognathodontideos	M	Synprioniodina microdenta s.f.						2												
	S ₁	Hindeodella uncata s.f.					3	2												
	S ₂	Hindeodella simplex s.f.		1			3													
Mestognathus beckmanni ?	P ₁																			
Mestognathus bipluti	P ₁																			
Mestognathus spp.	P ₁				1		1				2									
Mestognathus ? spp.	P ₂																			
Lochriea commutata	P ₁	Spathognathodus commutatus s.f.	7	2			21	9	2	2	2									
	P ₂	Subbryantodus subaequalis s.f.	3				7	5												
	M	Neoproniodus singularis s.f.	2	3			6	18	8		2		1							
	S ₀	Hibbardella pennata s.f.							3											
	S ₂ -S ₄	Hindeodella germana s.f.	1	1			9	6												
Vogelgnathus campbelli	P ₁	Spathognathodus campbelli s.f.	1	1			4	1												
Synclidognathus libratus	S(¿S ₀ ?)	Apatognathus ? librata s.f.					1													
Synclidognathus spp.	P ₁	Spathognathodus scitulus s.f.	3	1			2	4							1		1		1	
	P ₂	Ozarkodina laevipostica s.f.					3						1			1				
	S	Apatognathus ? chaulioda s.f.						1					1							
	S	Apatognathus ? cuspidata s.f.		2				1			1					1				
	S	Apatognathus ? petila s.f.		1				4			1									
	S	Apatognathus ? scalena s.f.						6												
	S	Apatognathus ? spp. s.f.		3				16			1		1							
Fragmentos																				
Elementos P			9			45						1			1					
Elementos S			39			177						3			5			1		
Varios			7			120						3						2		
Datos generales																				
Total ejemplares sinestrales, dextrales y fragmentos			22	15	11	91	76	41	7	12	6	4	5	0	1	4	2	2	1	0
Total ejemplares			109			584			28			18			14			6		
Laboratorio																				
Material tratado (gramos)			2778,2			10179,8			2452,4			5827,8			7418,9			4905		
Residuo sólido insoluble (gramos)			27			181,9			50,9			141,6			80,2			90		
Conodontos/kg			39,234			57,368			11,417			3,088			1,887			1,223		

ANEXO IV: TIRHELA																				
Especie multielemental	Elemento	Especie morfotaxonomica	Pc3304			Pc3320			Pc3330A			Pc3364			Pc3372			Pc3377		
			S	D	F	S	D	F	S	D	F	S	D	F	S	D	F	S	D	F
Kladognathus spp.	M S	Neopriionodus peracutus s.f. Ligonodina s.f. spp.								1						1				
Hindeodus cristula	P ₁ S ₀	Spathognathodus cristula s. f. Trichonodella imperfecta s.f.																2		1
Mestognathus spp.	P ₁											1								
Synclydognathus spp.	P ₁ S S	Spathognathodus scitulus s.f. Apatognathus ? petila s.f. Apatognathus ? spp. s.f.					1								1					
			2																	
Fragmentos																				
Elementos P															1					
Elementos S			1									1						2		
Varios																				
Datos generales																				
Total ejemplares sinestrales/dextrales y fragmentos			0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	2	0	2	0	0
Total ejemplares			3			1			1			2			3			5		
Laboratorio																				
Material tratado (gramos)			2134,5			2274,8			2234,3			2236,4			2147,3			2542,6		
Residuo sólido insoluble (gramos)			10,1			104,7			58,3			170,5			52,7			96,3		
Conodontos/kg			1,405			0,439			0,447			0,894			1,397			1,966		

ANEXO V: TINDOUF														
Especie multielemental	Elemento	Especie morfotaxonómica	Capa N			Capa T			Capa U			Capa V		
			S	D	F	S	D	F	S	D	F	S	D	F
<i>Kladognathus</i> spp.	M	<i>Neoprioniodus scitulus</i> s.f.				1								
	M	<i>Neoprioniodus</i> s.f. spp.				1								
	S	<i>Ligonodina levis</i> s.f.				1								
	S	<i>Ligonodina</i> s.f. spp.				1								
<i>Hindeodus cristula</i>	P ₁	<i>Spathognathodus cristula</i> s.f.				2								
<i>Cavusgnathus unicornis</i>	P ₁					1								
<i>Cavusgnathus</i> spp.	P ₁		1			1						1		
	M	<i>Neoprioniodus varians</i> s.f.												
	S	<i>Hindeodella tenuis</i> s.f.	1											
<i>Idiognathoides sulcatus sulcatus</i> ?	P ₁								1	1				
<i>Mestognathus bipluti</i>	P ₁		1											
<i>Lochriea commutata</i>	P ₁	<i>Spathognathodus commutatus</i> s.f.	1											
Fragmentos														
Elementos S									1					
Datos generales														
Total ejemplares sinestrales/dextrales y fragmentos			1	1	2	5	4	0	1	1	0	0	1	0
Total ejemplares			4			9			3			1		
Laboratorio														
Material tratado (gramos)			3472,3			383,5			1483,1			4609,8		
Residuo sólido insoluble (gramos)			8,4			6,6			14			24,2		
Conodontos/kg			1,151			9 (23,46)			2,022			0,216		

Anexo VI: Metodología. Formación Tizra

Resultados del tratamiento en laboratorio y del triado de las muestras de las Formación Tizra (Región de Adarouch, Meseta Central). Para cada muestra se indica: gramos de roca procesados, gramos de residuo sólido insoluble obtenido después del tratamiento químico de la roca y concentración del residuo, y número de elementos conodontales obtenidos mediante triado del residuo sólido insoluble si la muestra fue productiva.

Formación Tizra									
Sección TZ3 (muestras)									
Muestra	gramos roca	gramos residuo	conodontos	Muestra	gramos roca	gramos residuo	conodontos		
TZ3/1-1	2399,4	60		TZ3/6	2923,5	61,4			
TZ3/1-2	2880,5	84,4		TZ3/7	2720,4	62,5			
TZ3/1-3	2261	165,7		TZ3/8	2101,5	17,9			
TZ3/3-1	2765,4	164,3		TZ3/10-1	2295,1	35,8			
TZ3/3-2	2572,3	281,6		TZ3/10-2	2479,4	26,8			
TZ3/5-1	2672,3	12,8	1	TZ3/12	2816	56,6			
TZ3/5-2	2943,6	18,2		Total	33830,4	1048		3	
Sección TZ4 (muestras)									
Muestra	gramos roca	gramos residuo	conodontos	Muestra	gramos roca	gramos residuo	conodontos		
TZ4/1-1	3140,9	88,9	1	TZ4/4-1	2357,3	20,1	1		
TZ4/1-2	3086,7	258,6		TZ4/4-2	2557,4	23,4			
TZ4/3-1	3493,9	55,1		TZ4/5	3000,9	137,4			
TZ4/3-2	2838,5	48,8		Total	20475,6	608,9	2		
Sección TZ2 (muestras)									
Muestra	gramos roca	gramos residuo	conodontos	Muestra	gramos roca	gramos residuo	conodontos		
TZ2/1-1	2281,7	45,8		TZ2/2-3	2629,2	11,9	1		
PC2379	2807,3	39,1		TZ2/3-1	2827,4	20,3			
TZ2/1-2	6133,3	87,1		7	TZ2/3-2	5243,7	80,5	4	
PC2382	2238	65,3	TZ2/4-1		6540	71,3	2399		
TZ2/1-3	5279,6	56	2		PC2402	4855,7		92,1	795
PC2384	2601,4	46			TZ2/4-2	6821,1	41,2	843	
TZ2/1-4	2970,9	26,2			TZ2/4-3	6493,9	26,6		
TZ2/2-1	3504,9	19,1			PC3864	3331,9	159,9	242	
TZ2/2-2	2347,5	12,2			Total	68907,5	900,6		
Sección TZ5 (muestras)									
Muestra	gramos roca	gramos residuo		conodontos	Muestra	gramos roca	gramos residuo	conodontos	
TZ5/1	2809	180,8			TZ5/8	2423,1	42,4	2	
TZ5/3	2563,3	6	TZ5/9		3471,6	62,9			
TZ5/4	5176,8	60,3	2		TZ5/10-1	2182	101,3		
TZ5/6	4816,1	70,6		10	TZ5/10-2	3570,9	45,7		
TZ5/7	2818	19,6	1	Total	29830,8	589,6	15		
Secciones TZ9 (PC3808) y TZ11 (PC3848)									
Muestra	gramos roca	gramos residuo	conodontos	Muestra	gramos roca	gramos residuo	conodontos		
PC3808	3140,9	88,9	254	PC3848	3086,7	258,6	60		
Secciones Tizra (Totales)									
gramos roca		gramos residuo		conodontos					
159271,9		3494,6		4627					

Anexo VII: Metodología. Formaciones Mouarhaz y Akerchi

Resultados del tratamiento en laboratorio y del triado de las muestras de las formaciones Mouarhaz y Akerchi (Región de Adarouch, Meseta Central). Para cada muestra se indica: gramos de roca procesados, gramos de residuo sólido insoluble obtenido después del tratamiento químico de la roca y concentración del residuo, y número de elementos conodontales obtenidos mediante triado del residuo sólido insoluble si la muestra fue productiva.

Formación Mouarhaz							
Sección MZ Miembro MZ1 (muestras)							
Muestra	gramos roca	gramos residuo	conodontos	Muestra	gramos roca	gramos residuo	conodontos
PC3264	2113,9	34		PC3288	2207,2	35,3	
PC3278	2043,7	21,3		Total	6364,8	90,6	
Formación Akerchi							
Sección AK1 (muestras)							
Muestra	gramos roca	gramos residuo	conodontos	Muestra	gramos roca	gramos residuo	conodontos
AK1/2	2828,1	133,7	7	AK1/4-2	2883,4	39,3	
AK1/3-1	3253,2	135,1	7	AK1/5	2695,3	60,4	
AK1/3-2	2983,5	169	7	AK1/7-1	6344,1	524,2	76
AK1/3-3	2968,6	98,3	2	AK1/7-2	2617,2	168,2	16
AK1/4-1	2296,8	82	8	Total	28870,2	1410,2	123
Sección AK2 (muestras)							
Muestra	gramos roca	gramos residuo	conodontos	Muestra	gramos roca	gramos residuo	conodontos
AK2/1	2466,9	283,1	3	PC2775	2825,5	198,6	1
PC2769	6772,2	637,8	37	AK2/8-1	2257,4	124,4	
PC2770	9490,2	793,9	22	AK2/8-2	2822,2	233,3	4
AK2/6-1	2997	327,7	1	AK2/8-3	2566	209,4	
PC2773	3607,8	349,6		PC2776	3539,2	493,1	13
AK2/6-2	2617,2	316,4	2	AK2/8-4	2641,1	105,3	7
AK2/6-3	2348,4	273,1		Total	49017,7	4576,2	93
AK2/6-4	2066,6	230,5	3				
Secciones Akerchi (Totales)							
gramos roca		gramos residuo		conodontos			
77887,9		5986,4		216			

Anexo VIII: Metodología. Formación Idmarrach

Resultados del tratamiento en laboratorio y del triado de las muestras de la Formación Idmarrach (Región de Adarouch, Meseta Central). Para cada muestra se indica: gramos de roca procesados, gramos de residuo sólido insoluble obtenido después del tratamiento químico de la roca y concentración del residuo, y número de elementos conodontales obtenidos mediante triado del residuo sólido insoluble si la muestra fue productiva.

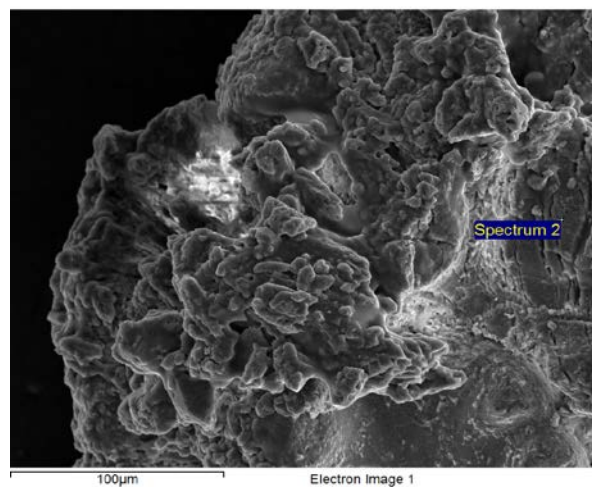
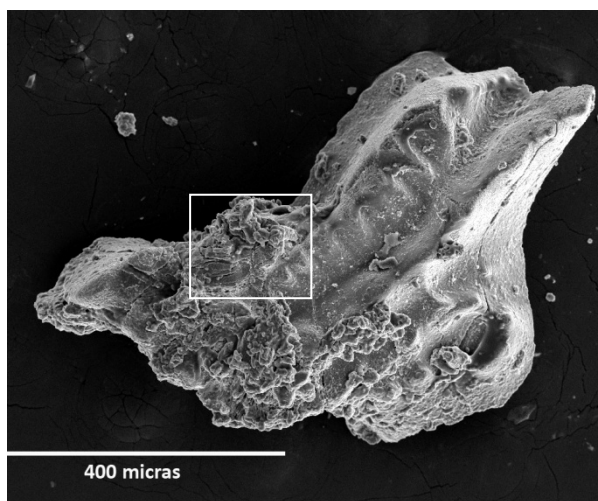
Formación Idmarrach							
Sección ID3 (muestra)							
Muestra		gramos roca		gramos residuo		conodontos	
PC3390		2988,3		35,7			
Sección ID1 (muestras)							
Muestra	gramos roca	gramos residuo	conodontos	Muestra	gramos roca	gramos residuo	conodontos
ID1/1-1	6111,9	133,3	14	ID1/4	2690,2	23	4
ID1/1-2	2721,8	36,2	2	ID1/5-1	2802	24,5	
PC2307	4622,4	126,8		PC2318	2455,2	78,1	
ID1/1-3	5736,5	90,7		ID1/5-2	3127,5	100,2	2
ID1/1-4	2156	28,7		PC2319	2346,1	72,2	
PC2309	2833,3	12,4		PC2320	2451,4	64,7	
PC2310	2427,1	10,5		PC2321	2367,2	92,1	
ID1/2	2672,1	21,3		ID1/5-3	6498,2	123,1	23
ID1/3	3137,8	15		Total	57156,7	1052,8	45
Sección ID2 (muestras)							
Muestra	gramos roca	gramos residuo	conodontos	Muestra	gramos roca	gramos residuo	conodontos
ID2/1-1	2988,3	35,7		ID2/7-2	2960	44,6	
ID2/1-2	3087,9	18,5		ID2/7-3	2763,6	59,3	
ID2/1-3	2691,4	33,1		ID2/8-1	3197,6	34,2	
ID2/2	3620,3	44,6		PC2354	2449,5	45,5	242
ID2/3	3312,4	8,6		ID2/8-2	11524,5	335,2	
ID2/4-1	2665,8	19,6		PC2356	2778,2	27	
ID2/4-2	3278,2	35		ID2/8-3	10179,8	181,9	584
ID2/5	2559,5	50,2		PC2358	2452,4	50,9	28
ID2/6-1	3180,6	26,5		ID2/8-4	5827,8	141,6	18
ID2/6-2	3152,3	26		ID2/9	7418,9	80,2	14
ID2/6-3	3314,7	61,7		PC2359	4905	90	6
ID2/7-1	2616,9	26,1		Total	92925,6	1476	1001
Secciones Idmarrach (Totales)							
gramos roca		gramos residuo		conodontos			
153070,6		2564,5		1046			

Anexo IX: Metodología. Formación Tirhela y formaciones Betaina y Ouarkiz

Resultados del tratamiento en laboratorio y del triado de las muestras de la Formación Tirhela (Región de Adarouch, Meseta Central) y de las formaciones Betaina y Ouarkiz (Cuenca de Tindouf). Para cada muestra se indica: gramos de roca procesados, gramos de residuo sólido insoluble obtenido después del tratamiento químico de la roca y concentración del residuo, y número de elementos conodontales obtenidos mediante triado del residuo sólido insoluble si la muestra fue productiva.

Formación Tirhela							
Sección Tirhela (muestras)							
Muestra	gramos roca	gramos residuo	conodontos	Muestra	gramos roca	gramos residuo	conodontos
PC3304	2134,5	10,1	3	PC3330A	2234,3	58,3	1
PC3307	2206,1	8,8		PC3330B	2243,0	50,9	
PC3310	2200,9	6,6		PC3336	2188,9	120,4	
PC3313	2156,2	17,0		PC3364	2236,4	170,5	2
PC3316	2063,9	34,1		PC3372	2147,3	52,7	3
PC3320	2274,8	104,7	1	PC3377	2542,6	96,3	5
PC3326	2099,0	181,0		Total	28727,9	911,4	15
Cuenca de Tindouf- Formaciones Betaina y Ouarkiz							
Sección compuesta Djebel Ourakiz (muestras)							
Muestra	gramos roca	gramos residuo	conodontos	Muestra	gramos roca	gramos residuo	conodontos
Capa A	2617,2	203,9		Capa Ms	3001,0	4,4	4
Capa D	2586,3	431,3		Capa N	3472,3	8,4	
Capa E	2641,5	165,9		Capa O	2636,9	49,0	
Capa H	2537,1	11,9		Capa P	2474,0	3,2	
Capa I	2630,1	28,7		Capa T	383,5	6,6	9
Capa K	2973,9	2,4		Capa U	1483,1	14,0	3
Capa L	3636,2	2,6		Capa V	4609,8	24,2	1
Capa Mm	2843,1	1,2		Total	40526,0	957,7	17

ANEXO Xa: Espécimen TZ2/4-1/549 *Gnathodus girtyi soniae*

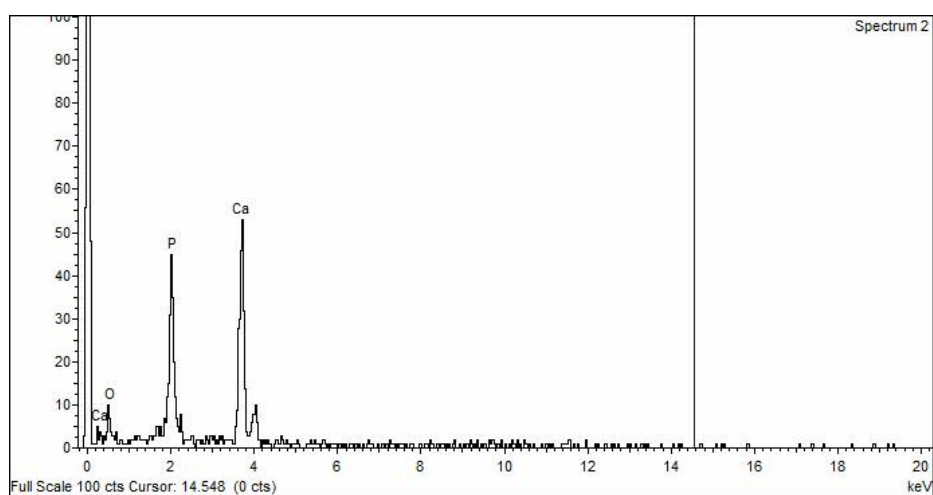


Spectrum processing :
No peaks omitted

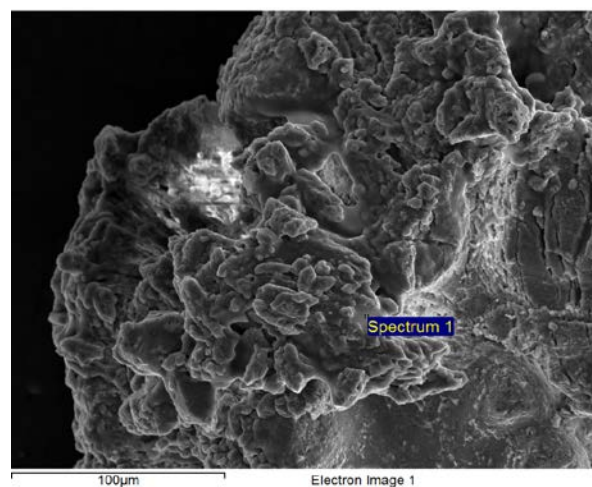
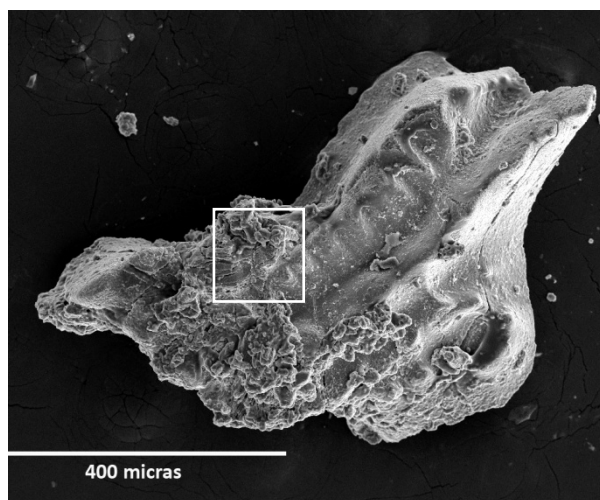
Processing option : Oxygen by stoichiometry (Normalised)
Number of iterations = 2

Standard :
P GaP
Ca Wollastonite

Element	Weight%	Atomic%	Compd%	Formula
P K	19.32	14.95	44.27	P2O5
Ca K	39.83	23.83	55.73	CaO
O	40.85	61.22		
Totals	100.00			



ANEXO Xb: Espécimen TZ2/4-1/549 *Gnathodus girtyi soniae*

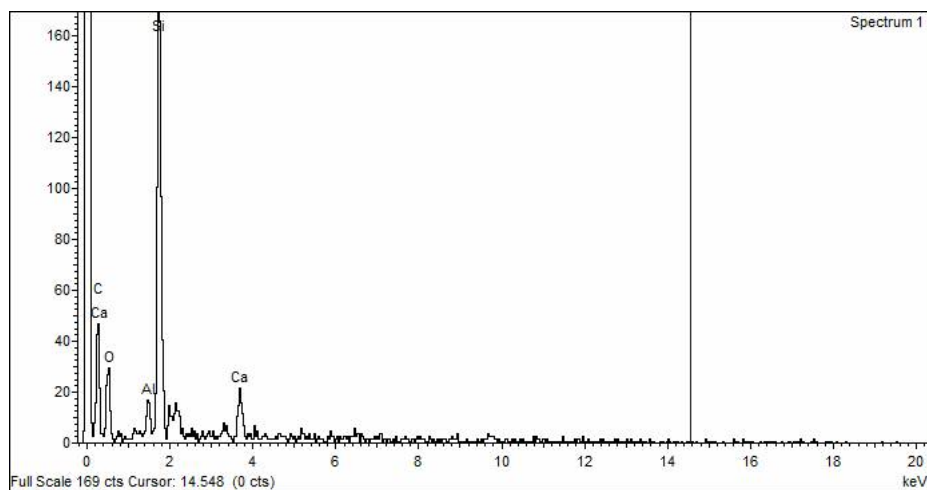


Spectrum processing :
No peaks omitted

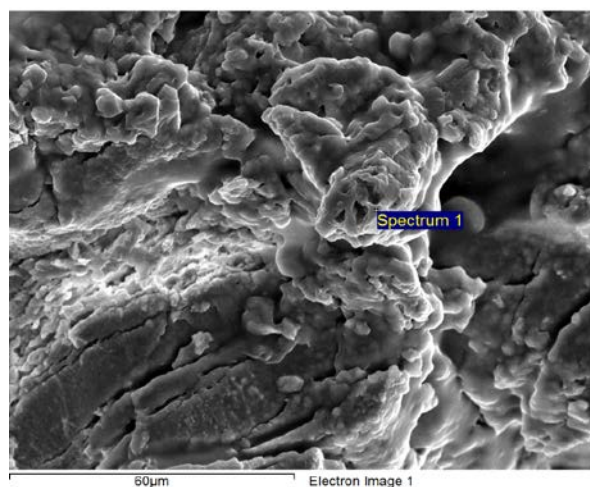
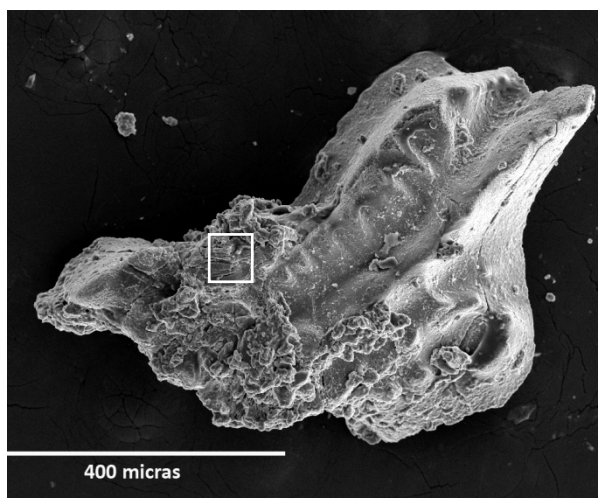
Processing option : Oxygen by stoichiometry
(Normalised)
Number of iterations = 7

Standard :
C CaCO₃
Al Al₂O₃
Si SiO₂
Ca Wollastonite

Element	Weight%	Atomic%	Compd%	Formula
C K	19.74	26.20	72.34	CO ₂
Al K	0.67	0.39	1.26	Al ₂ O ₃
Si K	11.10	6.30	23.74	SiO ₂
Ca K	1.90	0.76	2.66	CaO
O	66.59	66.35		
Totals	100.00			



ANEXO Xc: Espécimen TZ2/4-1/549 *Gnathodus girtyi soniae*

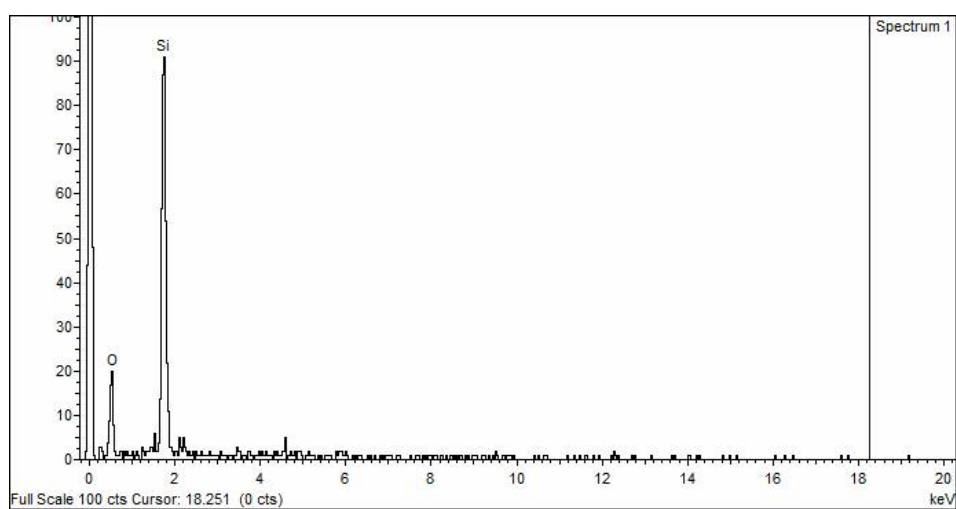


Spectrum processing :
No peaks omitted

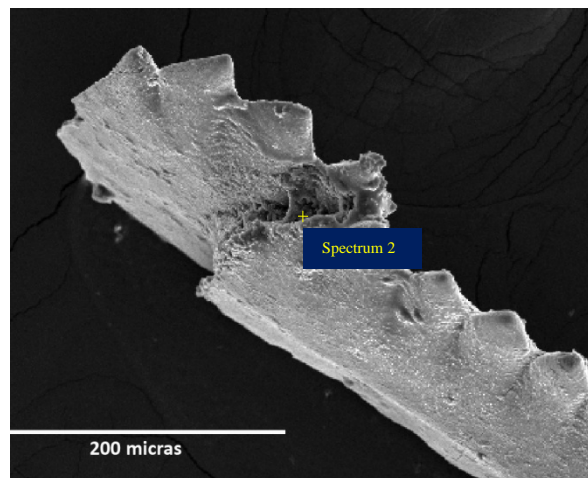
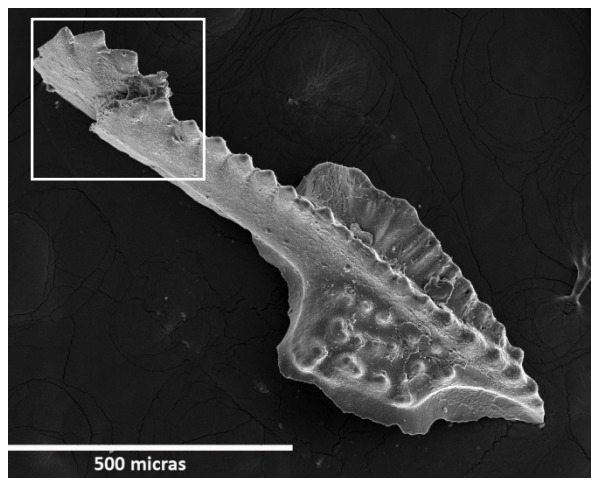
Processing option : Oxygen by stoichiometry (Normalised)
Number of iterations = 2

Standard :
Si SiO2

Element	Weight%	Atomic%	Compd%	Formula
Si K	46.74	33.33	100.00	SiO2
O	53.26	66.67		
Totals	100.00			



ANEXO XIa: Espécimen TZ2/4-2/351 *Gnathodus bilineatus bilineatus*



Spectrum processing :
No peaks omitted

Processing option : Oxygen by stoichiometry (Normalised)
Number of iterations = 6

Standard :

C CaCO₃

Mg MgO

Al Al₂O₃

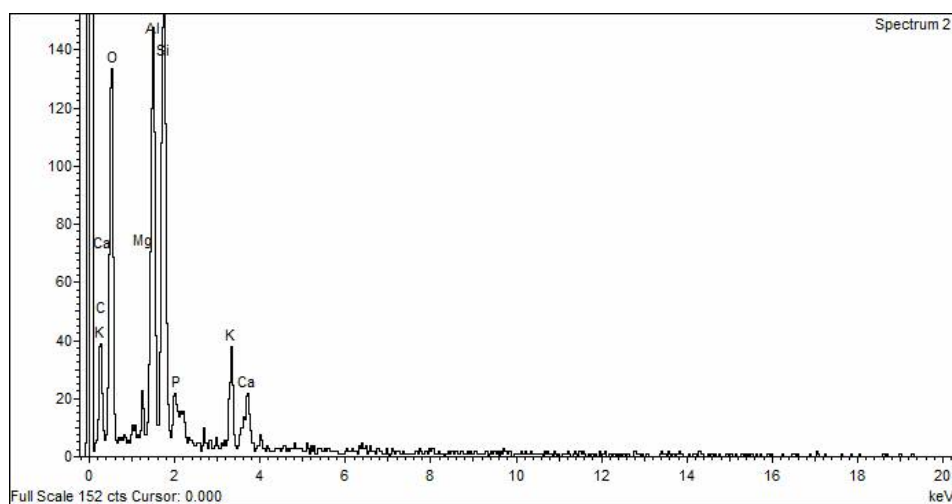
Si SiO₂

P GaP

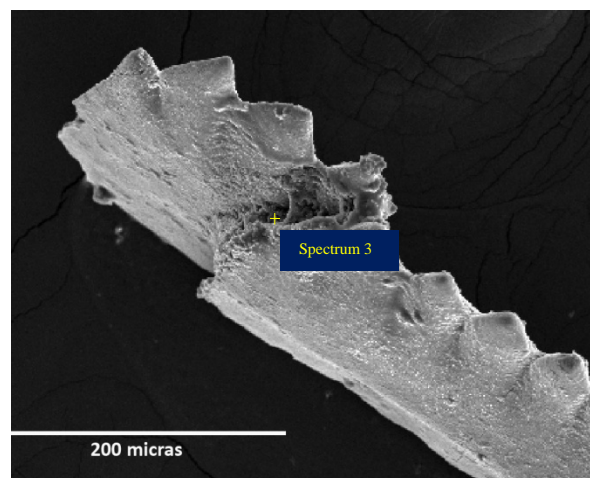
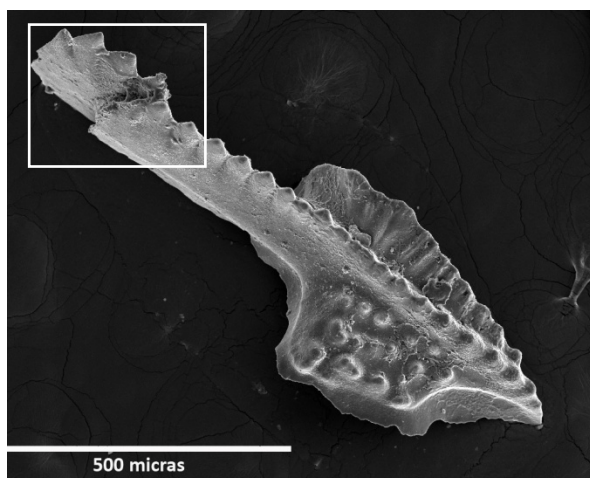
K MAD-10 Feldspar

Ca Wollastonite

Element	Weight%	Atomic%	Compd%	Formula
C K	17.18	23.62	62.95	CO ₂
Mg K	0.67	0.45	1.11	MgO
Al K	6.69	4.09	12.63	Al ₂ O ₃
Si K	8.08	4.75	17.29	SiO ₂
P K	0.74	0.40	1.70	P ₂ O ₅
K K	2.15	0.91	2.59	K ₂ O
Ca K	1.23	0.51	1.72	CaO
O	63.26	65.28		
Totals	100.00			



ANEXO XIb: Espécimen TZ2/4-2/351 *Gnathodus bilineatus bilineatus*

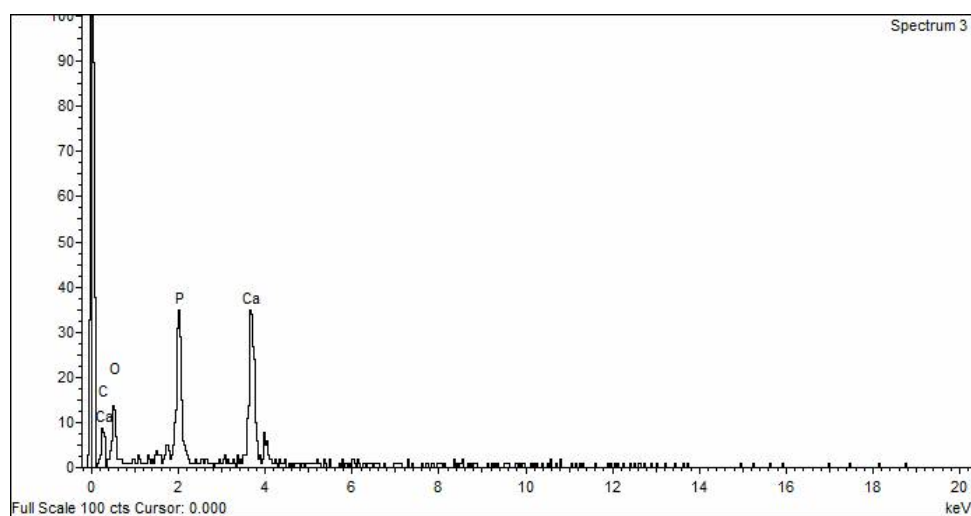


Spectrum processing :
No peaks omitted

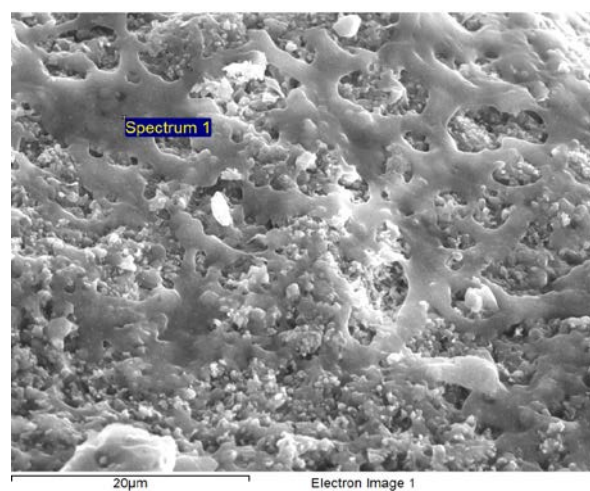
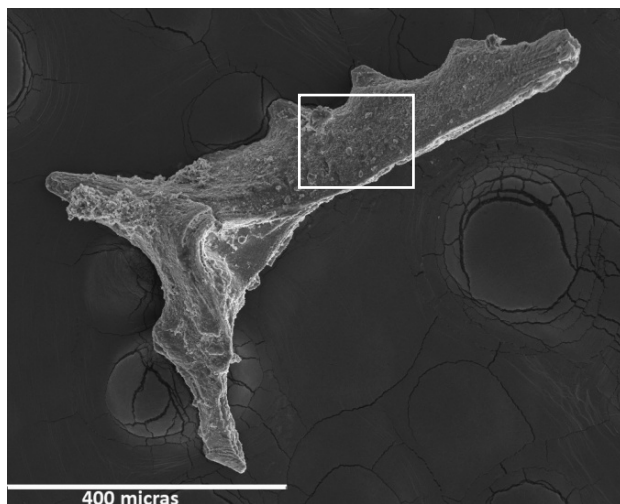
Processing option : Oxygen by stoichiometry (Normalised)
Number of iterations = 5

Standard :
C CaCO₃
P GaP
Ca Wollastonite

Element	Weight%	Atomic%	Compd%	Formula
C K	14.52	21.50	53.20	CO ₂
P K	10.47	6.01	23.98	P ₂ O ₅
Ca K	16.31	7.24	22.82	CaO
O	58.71	65.26		
Totals	100.00			



ANEXO XII: Espécimen TZ2/4-2/45 *Idioproniodus claviger*

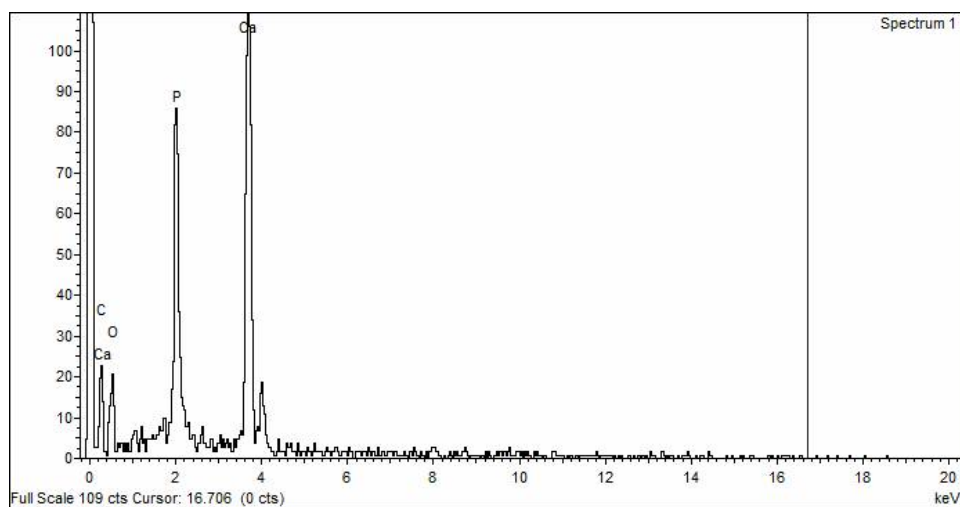


Spectrum processing :
No peaks omitted

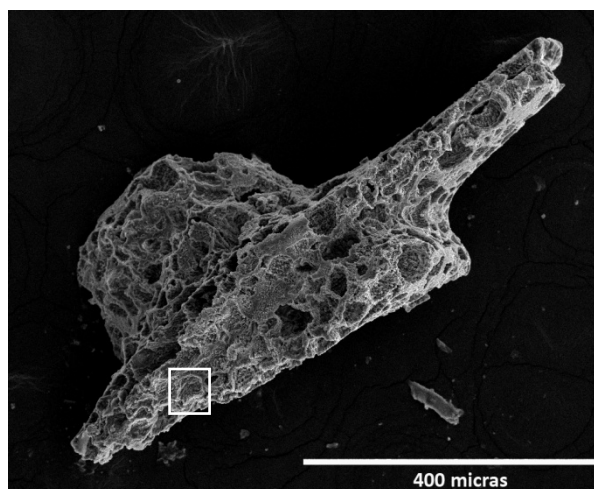
Processing option : Oxygen by stoichiometry (Normalised)
Number of iterations = 5

Standard :
C CaCO₃
P GaP
Ca Wollastonite

Element	Weight%	Atomic%	Compd%	Formula
C K	14.26	21.42	52.26	CO ₂
P K	8.91	5.19	20.42	P ₂ O ₅
Ca K	19.52	8.79	27.32	CaO
O	57.30	64.60		
Totals	100.00			



ANEXO XIIIa: Espécimen AK1/7-2/1 *Gnathodus bilineatus*

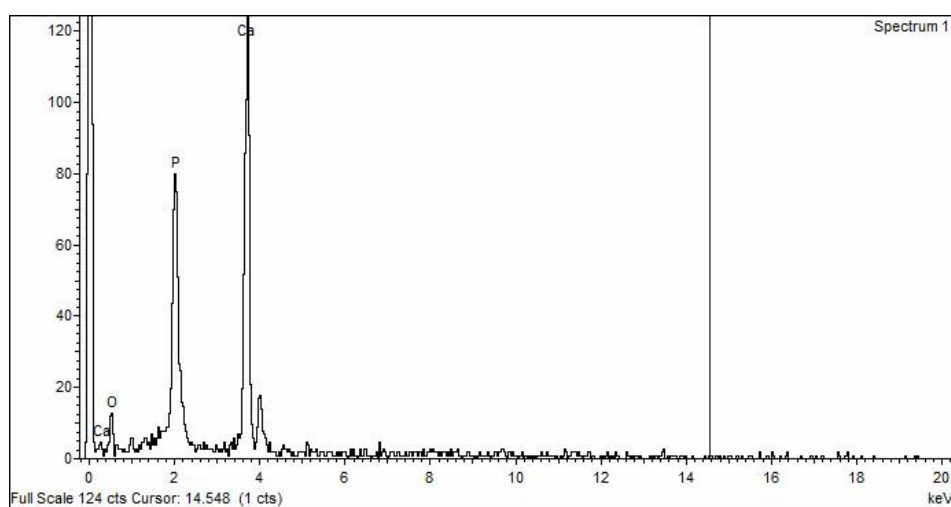


Spectrum processing :
No peaks omitted

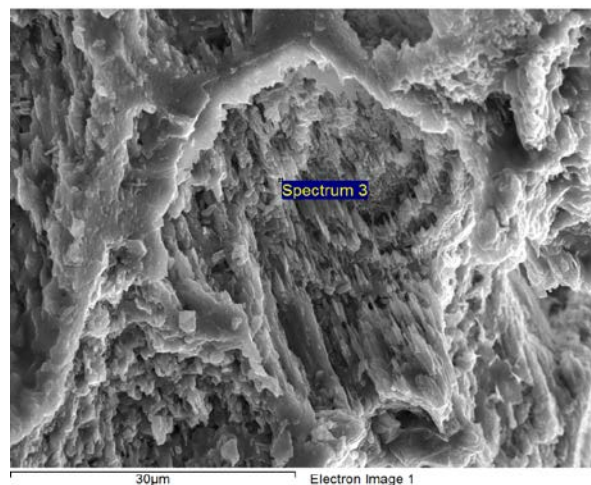
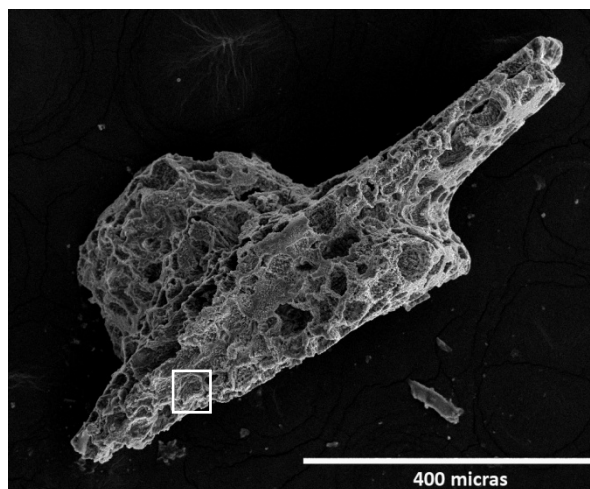
Processing option : Oxygen by stoichiometry (Normalised)
Number of iterations = 2

Standard :
P GaP 1-jun-1999 12:00 AM
Ca Wollastonite 1-jun-1999 12:00 AM

Element	Weight%	Atomic%	Compd%	Formula
P K	17.03	13.41	39.02	P2O5
Ca K	43.58	26.53	60.98	CaO
O	39.39	60.06		
Totals	100.00			



ANEXO XIIIb: Espécimen AK1/7-2/1 *Gnathodus bilineatus*

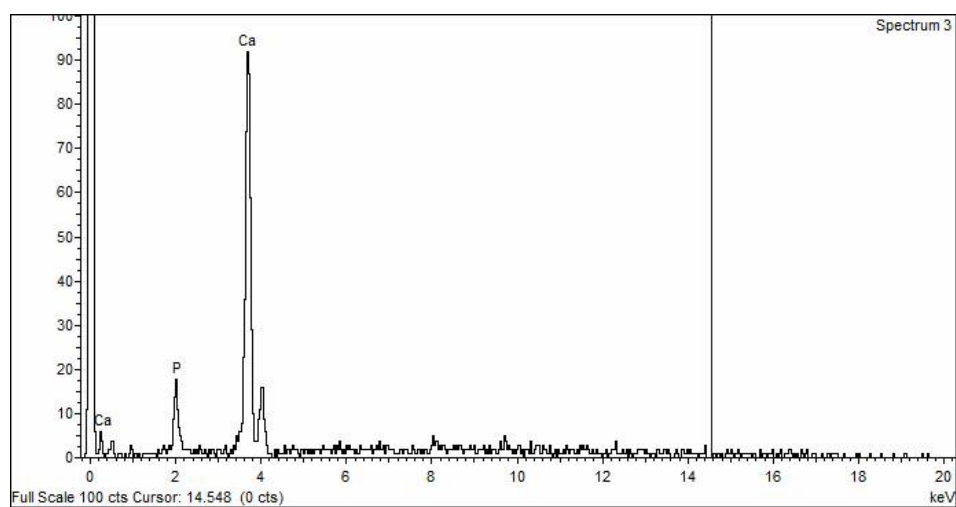


Spectrum processing :
No peaks omitted

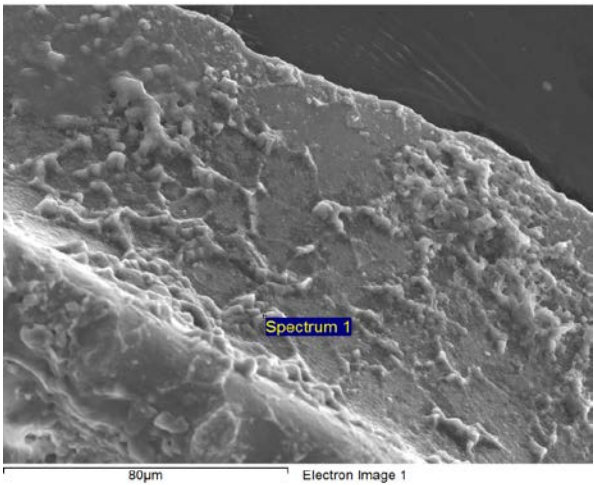
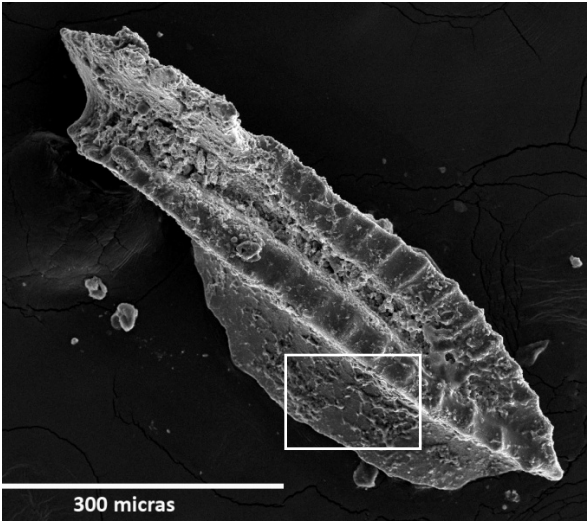
Processing option : Oxygen by stoichiometry (Normalised)
Number of iterations = 2

Standard :
P GaP 1-jun-1999 12:00 AM
Ca Wollastonite 1-jun-1999 12:00 AM

Element	Weight%	Atomic%	Compd%	Formula
P K	6.78	5.79	15.53	P2O5
Ca K	60.37	39.87	84.47	CaO
O	32.85	54.34		
Totals	100.00			



ANEXO XIVa: Espécimen Capa T/1 *Cavusgnathus unicornis*

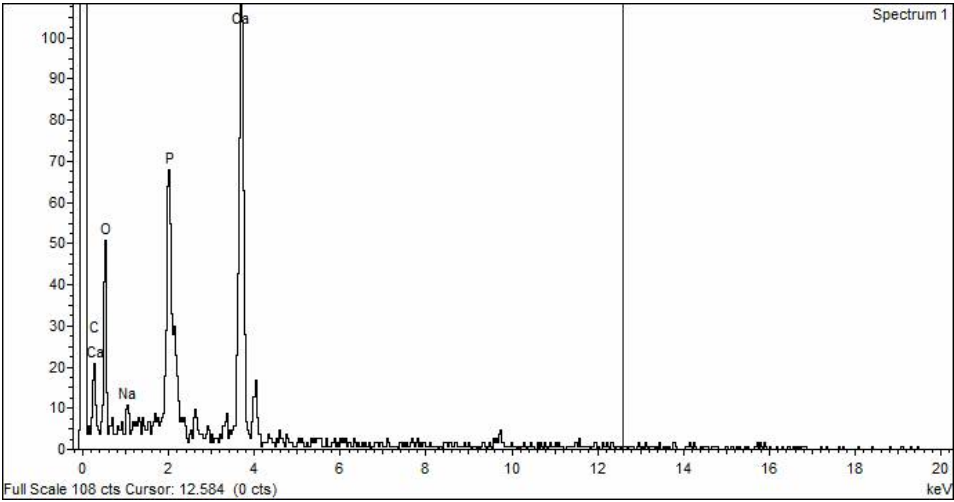


Spectrum processing :
Peak possibly omitted : 2.631 keV

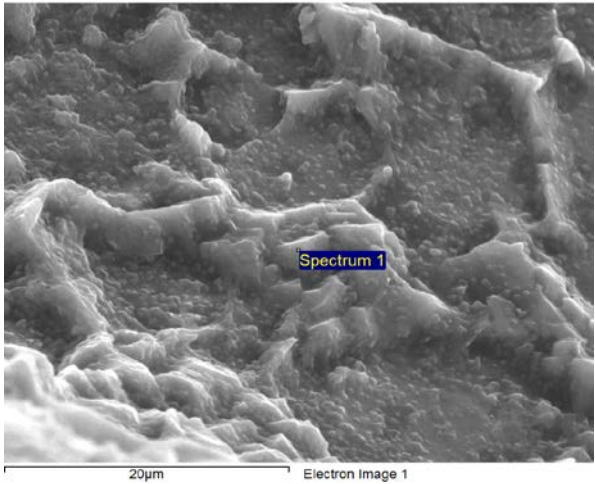
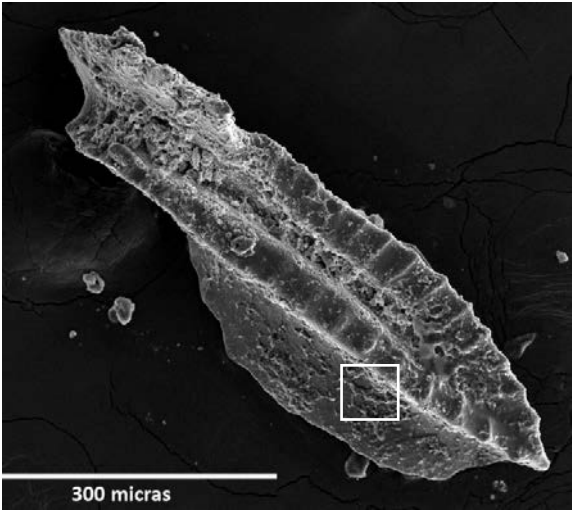
Processing option : Oxygen by stoichiometry (Normalised)
Number of iterations = 4

Standard :
C CaCO₃
Na Albite
P GaP
Ca Wollastonite

Element	Weight%	Atomic%	Compd%	Formula
C K	12.61	19.60	46.21	CO ₂
Na K	1.68	1.36	2.26	Na ₂ O
P K	8.28	4.99	18.97	P ₂ O ₅
Ca K	23.27	10.84	32.55	CaO
O	54.16	63.21		
Totals	100.00			



ANEXO XIVb: Espécimen Capa T/1 *Cavusgnathus unicornis*

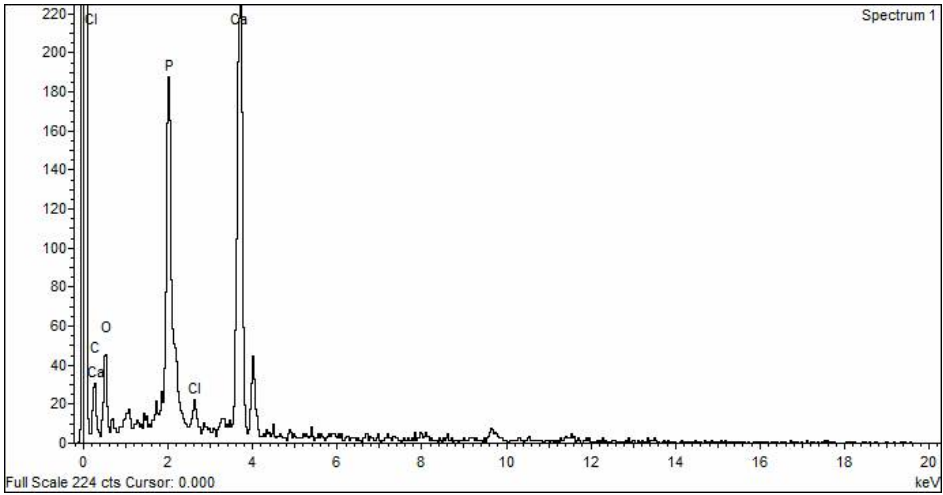


Spectrum processing :
No peaks omitted

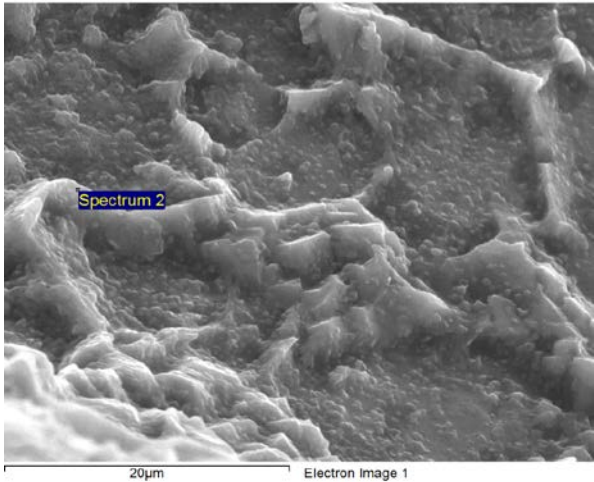
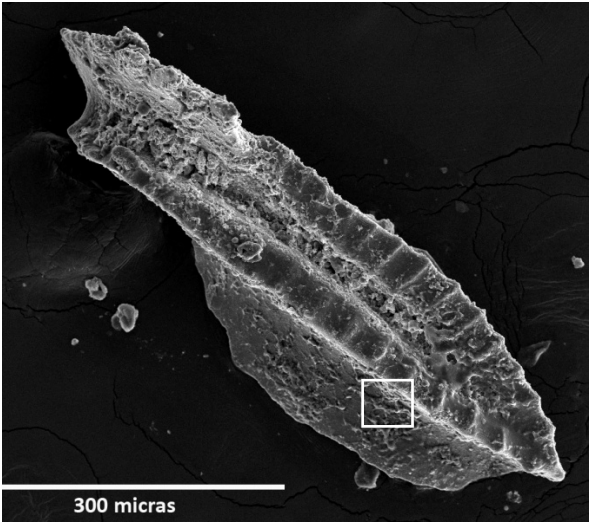
Processing option : Oxygen by stoichiometry (Normalised)
Number of iterations = 4

Standard :
C CaCO3
P GaP
Cl KCl
Ca Wollastonite

Element	Weight%	Atomic%	Compd%	Formula
C K	12.02	18.83	44.06	CO2
P K	10.34	6.28	23.70	P2O5
Cl K	0.85	0.45	0.00	
Ca K	22.44	10.53	31.40	CaO
O	54.35	63.90		
Totals	100.00			



ANEXO XIVc: Espécimen Capa T/1 *Cavusgnathus unicornis*

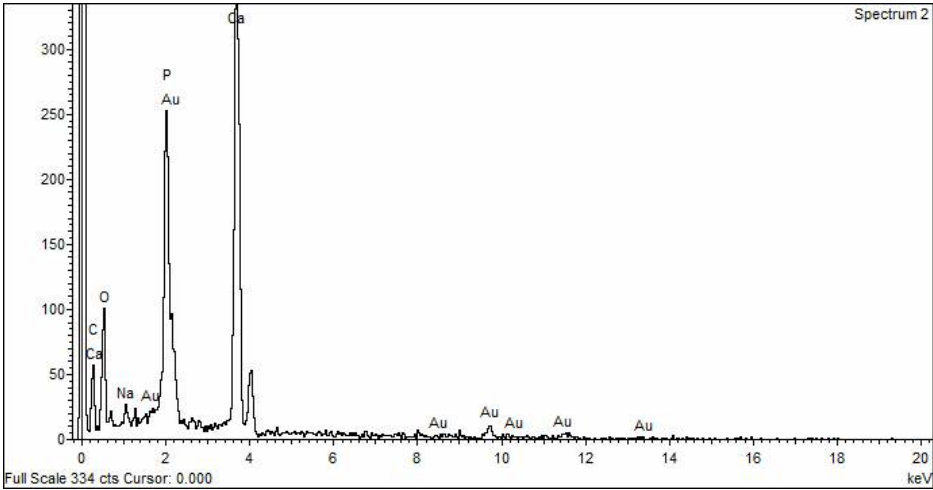


Spectrum processing :
No peaks omitted

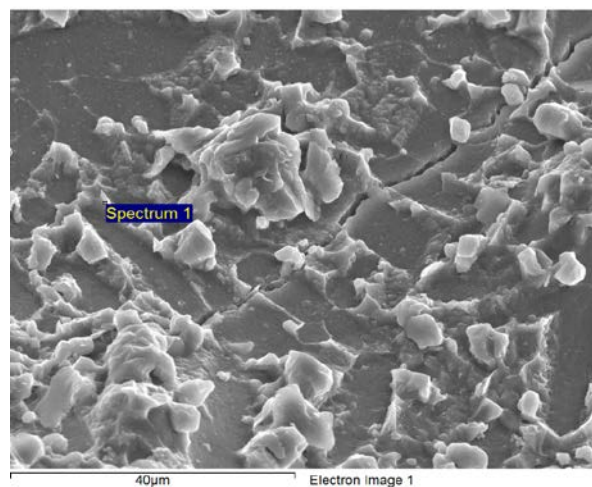
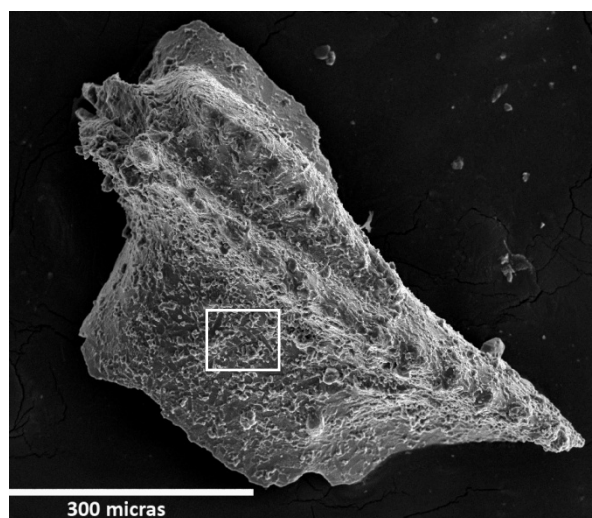
Processing option : Oxygen by stoichiometry (Normalised)
Number of iterations = 4

Standard :
C CaCO3
Na Albite
P GaP
Ca Wollastonite
Au Au

Element	Weight%	Atomic %	Compd%	Formula
C K	11.67	19.13	42.76	CO2
Na K	0.97	0.83	1.31	Na2O
P K	8.92	5.67	20.43	P2O5
Ca K	20.30	9.97	28.40	CaO
Au M	6.33	0.63	7.10	Au2O3
O	51.81	63.77		
Totals	100.00			



ANEXO XVa: Espécimen Pc2402/257 *Gnathodus bilineatus* ssp. 1

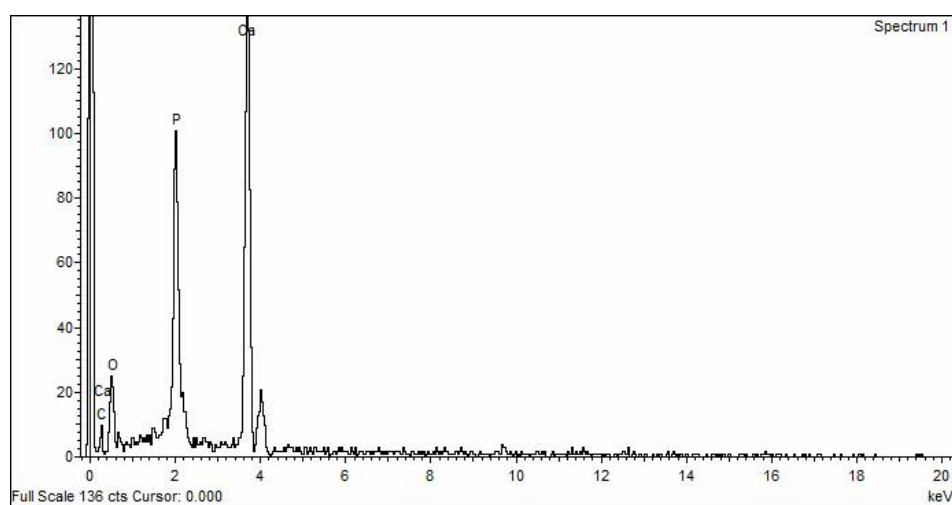


Spectrum processing :
No peaks omitted

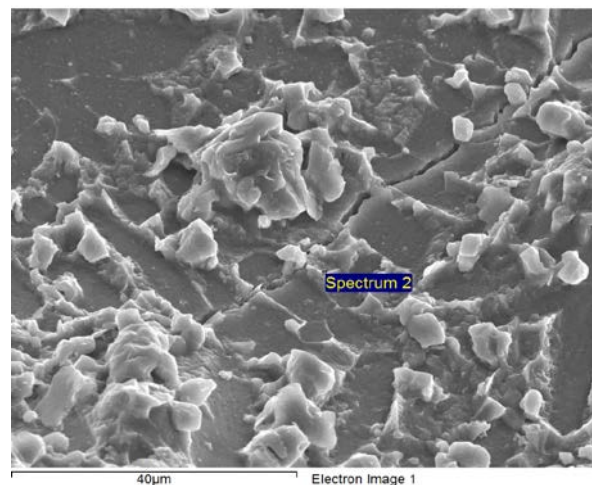
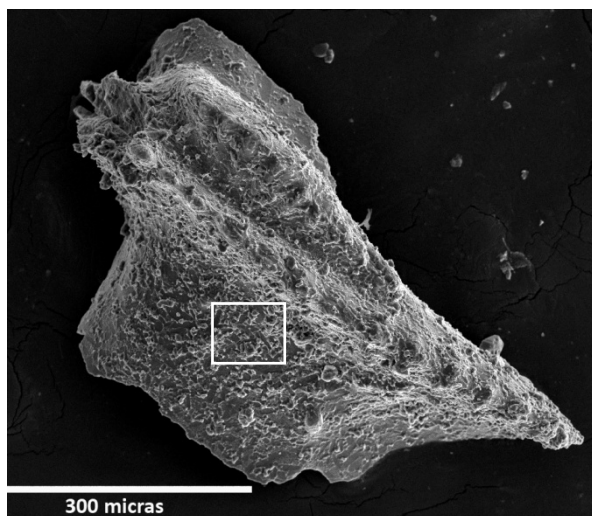
Processing option : Oxygen by stoichiometry (Normalised)
Number of iterations = 3

Standard :
C CaCO₃
P GaP
Ca Wollastonite

Element	Weight%	Atomic%	Compd%	Formula
C K	7.49	12.79	27.45	CO ₂
P K	13.42	8.88	30.75	P ₂ O ₅
Ca K	29.87	15.28	41.80	CaO
O	49.21	63.05		
Totals	100.00			



ANEXO XVb: Espécimen Pc2402/257 *Gnathodus bilineatus* ssp. 1

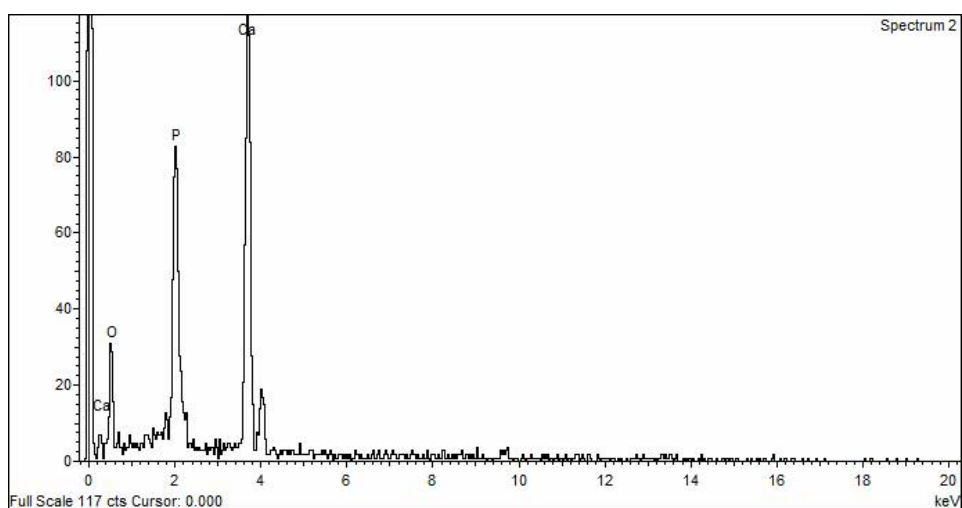


Spectrum processing :
No peaks omitted

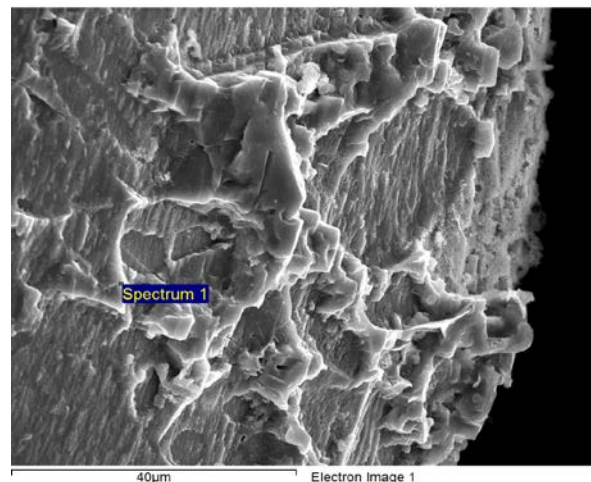
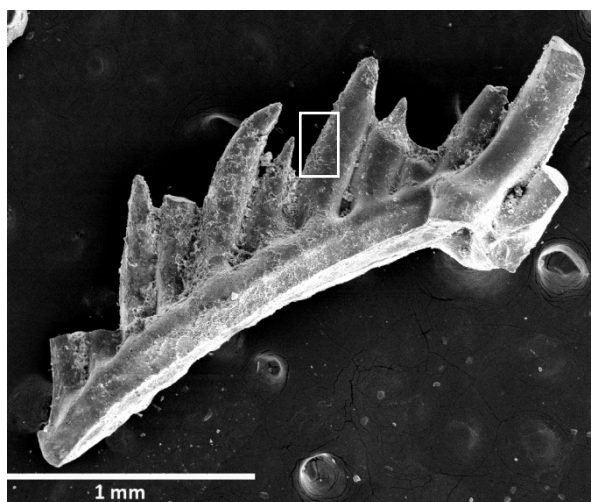
Processing option : Oxygen by stoichiometry (Normalised)
Number of iterations = 2

Standard :
P GaP
Ca Wollastonite

Element	Weight%	Atomic%	Compd%	Formula
P K	17.71	13.88	40.58	P2O5
Ca K	42.47	25.72	59.42	CaO
O	39.82	60.41		
Totals	100.00			



ANEXO XVIa: Espécimen Pc2402/257 *Idioprioniodus claviger*

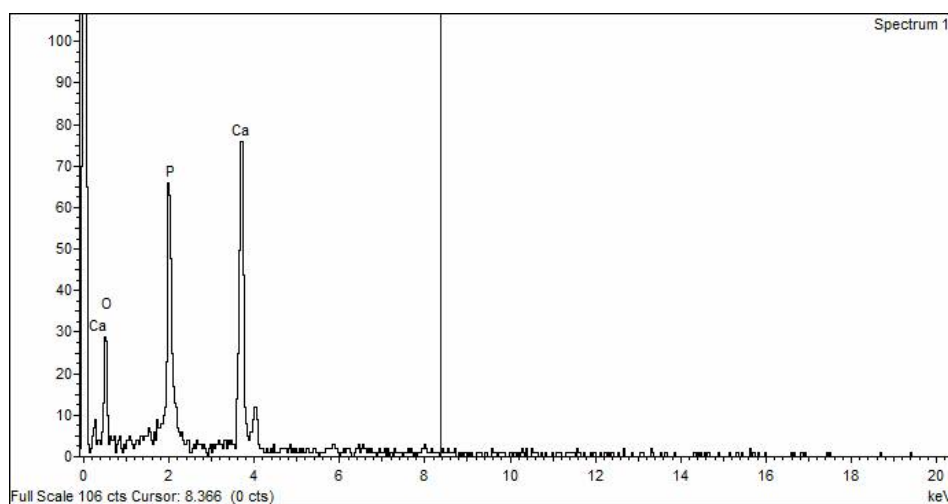


Spectrum processing :
No peaks omitted

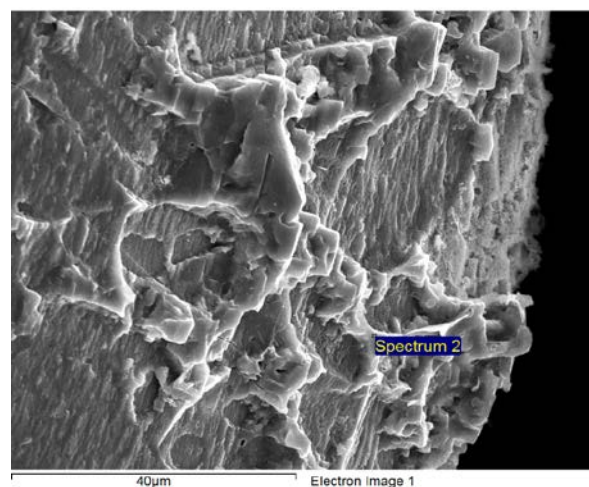
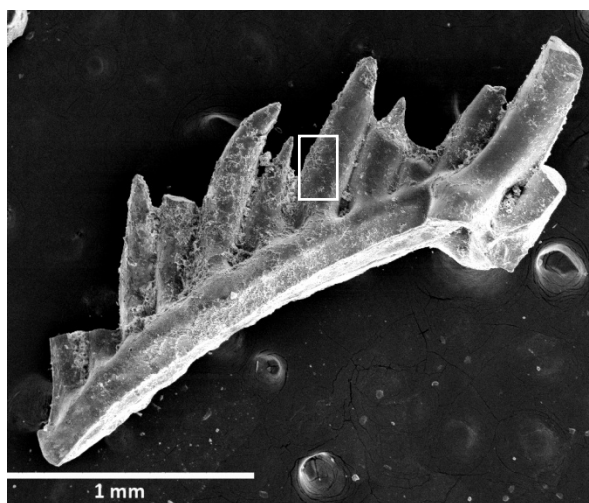
Processing option : Oxygen by stoichiometry (Normalised)
Number of iterations = 2

Standard :
P GaP
Ca Wollastonite

Element	Weight%	Atomic%	Compd%	Formula
P K	19.94	15.37	45.69	P2O5
Ca K	38.81	23.11	54.31	CaO
O	41.25	61.52		
Totals	100.00			



ANEXO XVIb: Espécimen Pc2402/257 *Idioprioniodus claviger*



Spectrum processing :
No peaks omitted

Processing option : Oxygen by stoichiometry (Normalised)
Number of iterations = 4

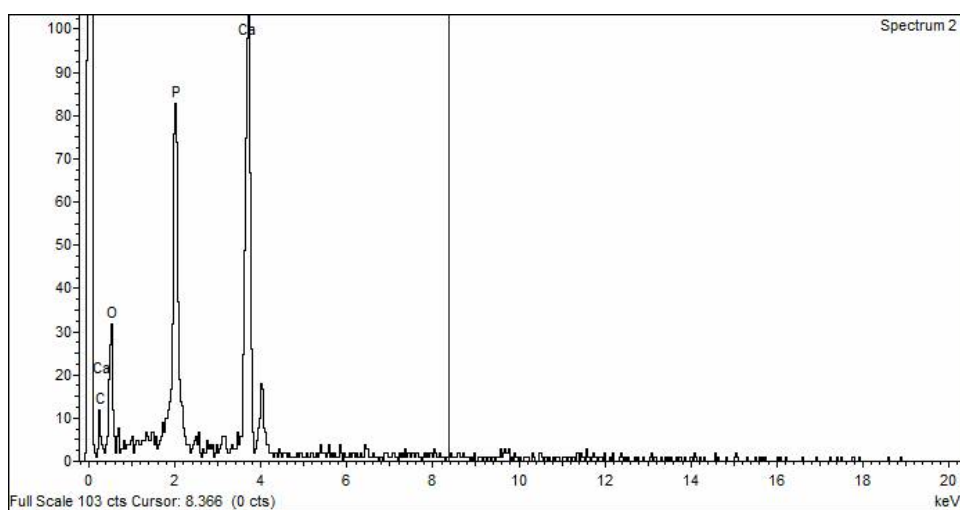
Standard :

C CaCO₃

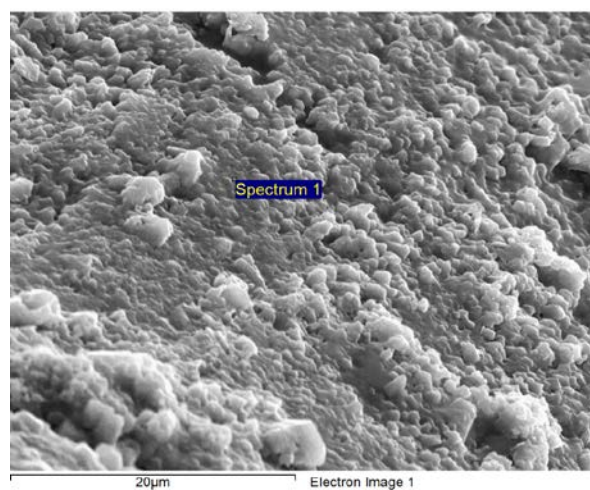
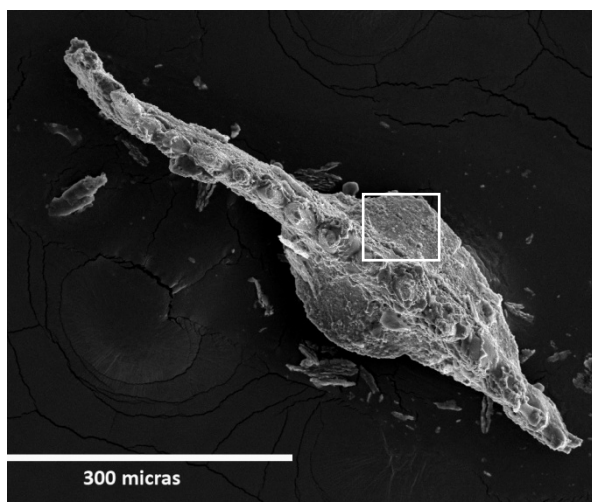
P GaP

Ca Wollastonite

Element	Weight%	Atomic%	Compd%	Formula
C K	9.36	15.27	34.30	CO ₂
P K	13.53	8.56	31.01	P ₂ O ₅
Ca K	24.79	12.12	34.69	CaO
O	52.31	64.05		
Totals	100.00			



ANEXO XVII: Espécimen Capa N/1 *Lochriea commutata*

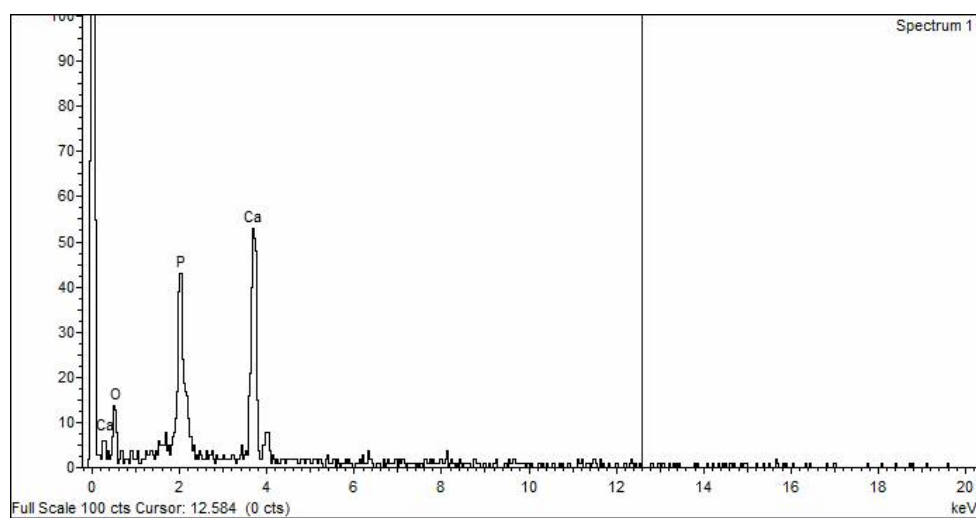


Spectrum processing :
No peaks omitted

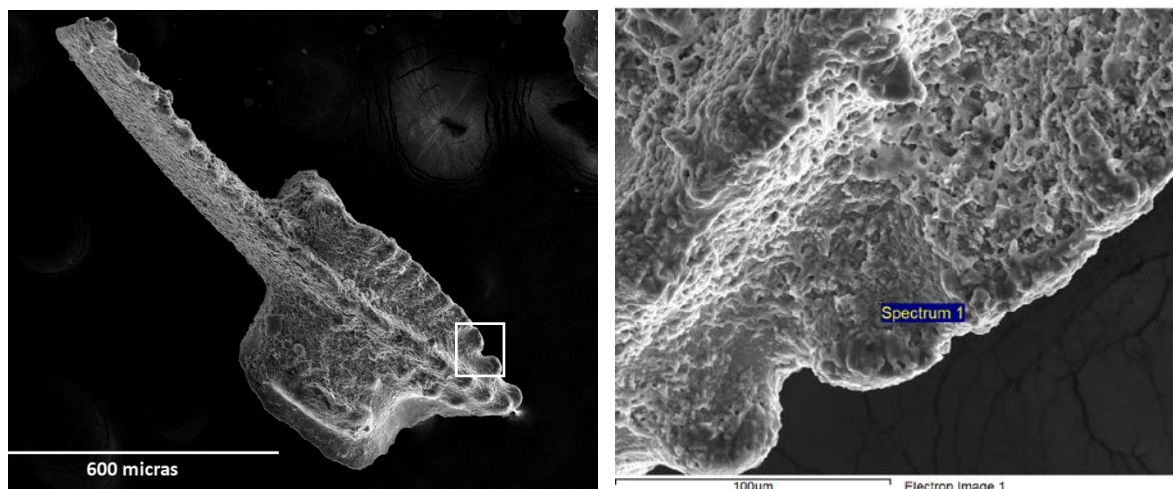
Processing option : Oxygen by stoichiometry (Normalised)
Number of iterations = 2

Standard :
P GaP
Ca Wollastonite

Element	Weight%	Atomic%	Compd%	Formula
P K	17.45	13.70	39.99	P2O5
Ca K	42.89	26.02	60.01	CaO
O	39.66	60.28		
Totals	100.00			



ANEXO XVIII: Espécimen TZ2/4-1/725 *Gnathodus bilineatus bilineatus*

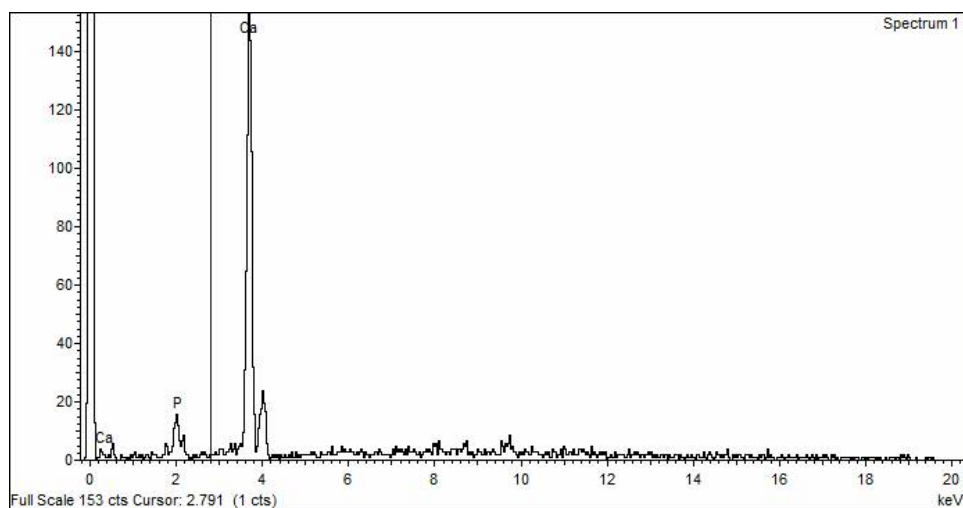


Spectrum processing :
No peaks omitted

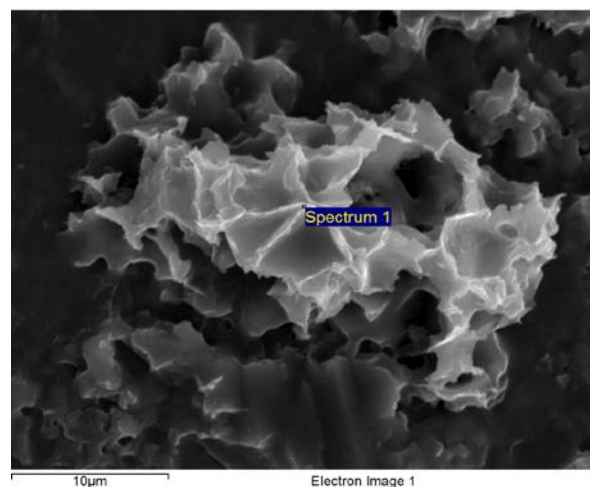
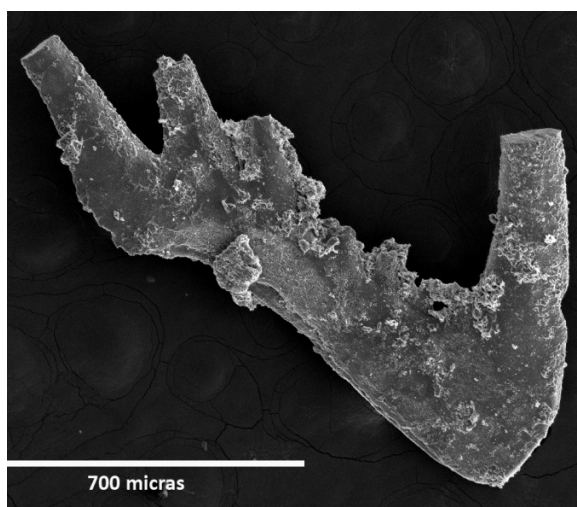
Processing option : Oxygen by stoichiometry (Normalised)
Number of iterations = 2

Standard :
P GaP
Ca Wollastonite

Element	Weight%	Atomic%	Compd%	Formula
P K	3.79	3.32	8.68	P2O5
Ca K	65.27	44.19	91.32	CaO
O	30.94	52.49		
Totals	100.00			



ANEXO XIX: Espécimen Capa T/3 *Cavusgnathus* spp. (Elemento S)



Spectrum processing :

Peaks possibly omitted : 2.155, 9.720 keV

Processing option : Oxygen by stoichiometry (Normalised)

Number of iterations = 5

Standard :

C CaCO₃

Mg MgO

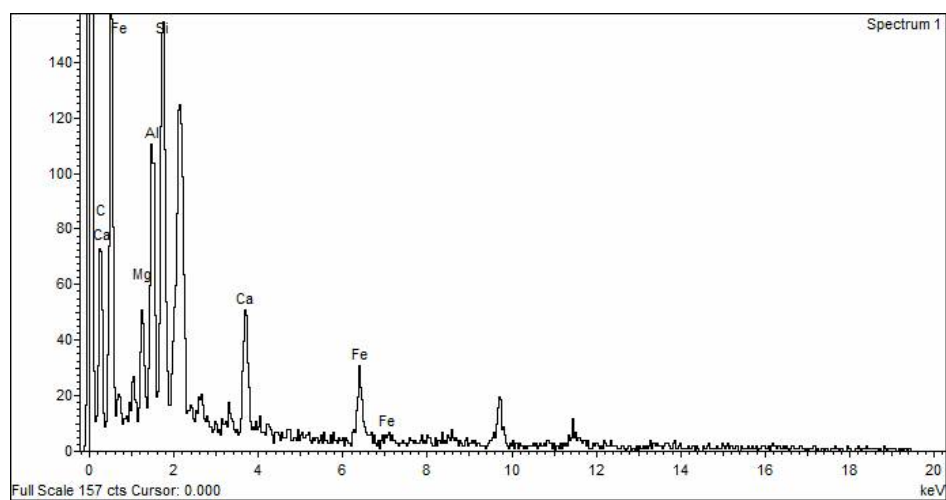
Al Al₂O₃

Si SiO₂

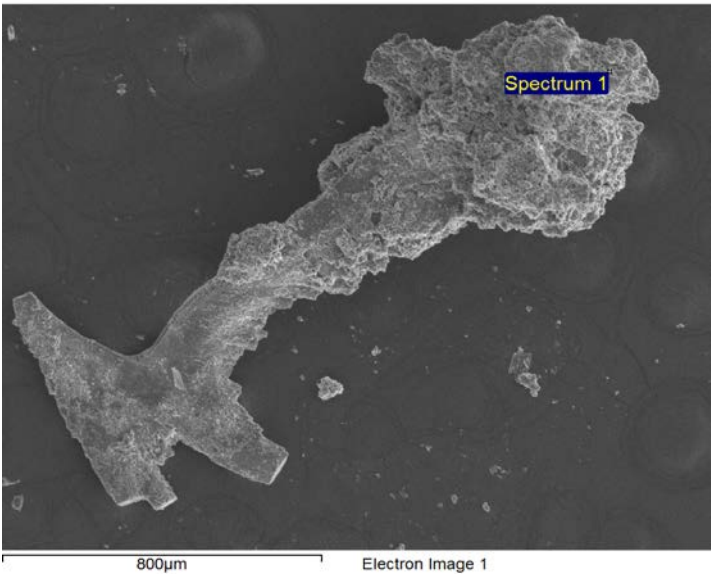
Ca Wollastonite

Fe Fe

Element	Weight%	Atomic%	Compd%	Formula
C K	18.21	25.13	66.73	CO ₂
Mg K	1.86	1.27	3.09	MgO
Al K	4.31	2.65	8.14	Al ₂ O ₃
Si K	6.10	3.60	13.05	SiO ₂
Ca K	2.88	1.19	4.03	CaO
Fe K	3.85	1.14	4.95	FeO
O	62.78	65.02		
Totals	100.00			



ANEXO XX: Espécimen Pc2769/6 *Hindeodus cristula* (Elemento S₁)

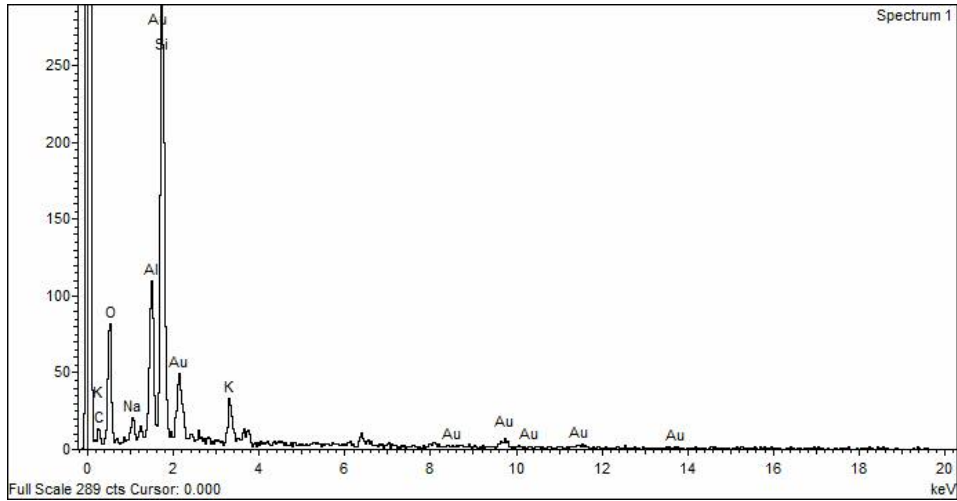


Spectrum processing :
Peak possibly omitted : 6.400 keV

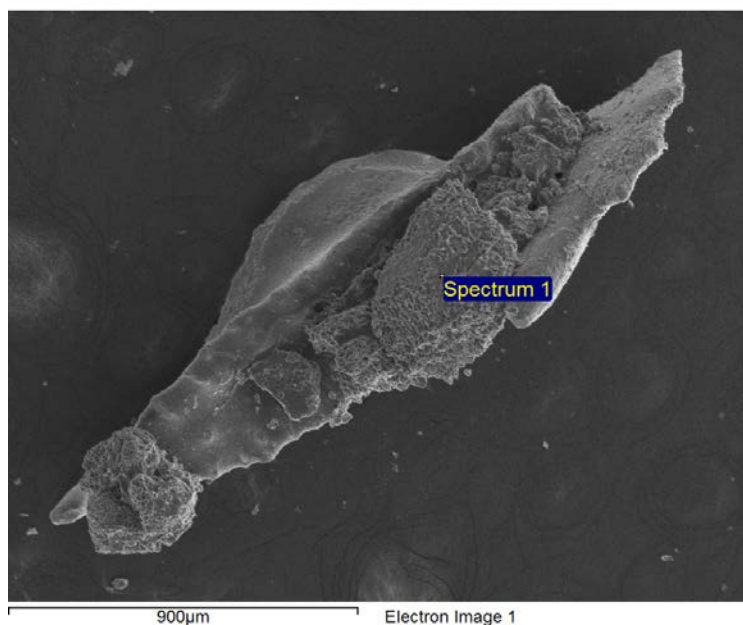
Processing option : Oxygen by stoichiometry
(Normalised)
Number of iterations = 4

Standard :
C CaCO₃
Na Albite
Al Al₂O₃
Si SiO₂
K MAD-10 Feldspar
Au Au

Element	Weight%	Atomic%	Compd%	Formula
C K	10.45	16.70	38.30	CO ₂
Na K	1.43	1.20	1.93	Na ₂ O
Al K	5.57	3.96	10.52	Al ₂ O ₃
Si K	16.60	11.34	35.50	SiO ₂
K K	2.56	1.26	3.09	K ₂ O
Au M	9.51	0.93	10.66	Au ₂ O ₃
O	53.88	64.63		
Totals	100.00			



ANEXO XXI: Espécimen Pc2770/4 *Cavusgnathus navicula*?

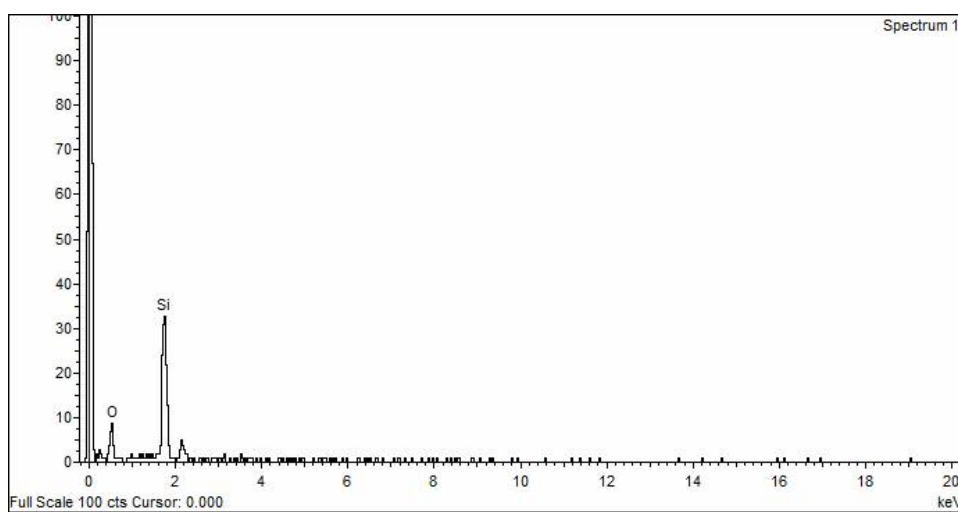


Spectrum processing :
No peaks omitted

Processing option : Oxygen by stoichiometry (Normalised)
Number of iterations = 2

Standard :
Si SiO₂

Element	Weight%	Atomic%	Compd%	Formula
Si K	46.74	33.33	100.00	SiO ₂
O	53.26	66.67		
Totals	100.00			





Facultad de Ciencias Geológicas
Departamento de Paleontología

